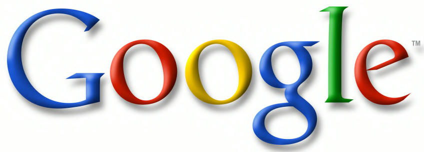






55e ANNÉE. — VIIe SÉRIE TOME II. No 1.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE, LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME II. — No 1.

(ABONNEMENT AUX TOMES I ET II DE LA VIIe SÉRIE.)

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon
En face de l'École de médecine
1885

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en juillet 1885.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles.

BOTANIQUE. Septième Série.

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Les tomes I et II sont en cours de publication.

ZOOLOGIE. Sixième série

Publiée sous la direction de MM. H. et Alph. Milne Edwards.

L'abonnement est également fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, publiés dans l'intervalle d'une année.

Pour la *Sixième Série*, le prix de l'abonnement à 2 volumes est de 25 francs pour Paris et 26 francs pour les départements.

La Série comprend 20 volumes. Les tomes XIX et XX sont en cours de publication.

A partir de la publication de la Septième Série, les prix seront les mêmes que pour la Botanique.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. Alphonse Milne Edwards.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

Prix du volume :

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Rare.)*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1885).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

Bourloton. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME DEUXIÈME

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE DE PARIS

Boulevard Saint-Germain, 120

EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE

1885

RECHERCHES

SUR

LA DISSÉMINATION DES SPORES

CHEZ LES CRYPTOGAMES VASCULAIRES

Par M. LECLERC DU SABLON

INTRODUCTION.

C'est presque uniquement par les spores asexuées que les différentes espèces de Cryptogames vasculaires peuvent se propager, les œufs étant peu nombreux et germant sur le prothalle où ils ont pris naissance. On doit donc s'attendre à trouver chez les sporanges une structure propre à favoriser la dissémination des spores qu'ils renferment en si grand nombre. C'est l'étude des moyens par lesquels peut s'effectuer cette dissémination qui fait l'objet de ce travail.

Je me suis proposé d'expliquer par quel mécanisme le sporange s'ouvrait pour mettre en liberté les spores et comment dans certains cas ces spores pouvaient encore être dispersées par des mouvements propres. Pour les Lycopodiacées et les Équisétacées, l'étude anatomique des sporanges et des spores jointe à l'application des principes qui m'ont servi à expliquer la déhiscence de l'anthère suffit pour arriver à ce résultat. Mais chez les Fougères, la connaissance exacte de la structure du sporange m'a paru insuffisante pour rendre compte de la déhiscence. Il faut, pour expliquer le phénomène, ne pas se contenter d'en constater le résultat final, mais en suivre pas à pas toutes les phases et tenir un compte exact de toutes les modifications passagères qui peuvent se produire dans chaque cellule.

Fort peu d'auteurs jusqu'ici se sont occupés d'une façon

particulière de la question que je vais traiter. Le seul mémoire spécial que je connaisse sur ce sujet est celui de M. Hans Schinz, encore le sporange des Fougères seul y a-t-il été examiné (1). Les opinions qu'il a émises seront discutées dans le courant de ce mémoire.

I

FOUGÈRES.

Les sporanges des Fougères se trouvent généralement à la face inférieure des feuilles, rassemblés par petits groupes auxquels on a donné le nom de sores. Ils sont fixés par un pédoncule fort mince et s'ouvrent par une fente le plus souvent irrégulière dont la position varie beaucoup avec les genres. Leurs parois sont formées d'une seule assise de cellules présentant une différenciation remarquable. Les unes sont à parois très minces et cuticularisées au moment de la maturité; les autres, qu'on appelle cellules élastiques, ont leurs parois fortement épaissies et lignifiées sur les faces latérales et internes, tandis que la paroi externe reste formée d'une mince cuticule. C'est à ces dernières cellules, dont le mode de distribution sur le sporange caractérise chaque groupe de Fougères, qu'on attribue un rôle actif dans la déhiscence.

POLYPODIACÉES. — *Description du sporange.* — Chez les Polypodiacées, les cellules élastiques rangées sur une seule file forment un cercle incomplet (pl. 1, fig. 1). Elles partent du point d'insertion du pédoncule, suivent le plan de symétrie du sporange et s'arrêtent un peu avant de revenir à leur point de départ. L'anneau serait complet n'étaient trois ou quatre cellules à parois minces qui séparent encore les cellules extrêmes. C'est vers ce point faible que commence à se produire

(1) *Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke*, par Hans Schinz. Zurich, 1883.

la rupture des parois. La fente, une fois commencée, se poursuit jusque vers un point de l'anneau élastique à peu près diamétralement opposé suivant une ligne presque droite qui coupe les cellules d'une façon absolument quelconque. Rien n'est déterminé à l'avance dans la position de la ligne de déhiscence, sinon la condition de passer entre les deux extrémités libres de l'anneau élastique.

Si nous examinons de près une de ces cellules à parois épaissies, nous voyons qu'elle peut être considérée comme formée de quatre faces. La face interne épaissie et lignifiée est plane et rectangulaire. Les deux faces latérales de même composition chimique que la précédente présentent à peu près la forme d'un demi-cercle; les côtés courbes de ces deux demi-cercles sont reliés par la quatrième face de la cellule qui se trouve ainsi avoir la forme d'un demi-cylindre. Cette dernière face, qui fait partie de la surface externe du sporange, est mince, peu résistante et, à la maturité, se trouve formée par une simple cuticule. Les autres cellules du sporange sont, je l'ai déjà dit, à parois très minces et cuticularisées.

Description de la déhiscence. — Les phénomènes qui se passent au moment de la déhiscence sont assez complexes et nécessitent, pour être bien observés, une certaine attention. Entre l'état initial et l'état final (pl. 1, fig. 1 et 6), l'anneau élastique affecte en effet un certain nombre de positions qui sont loin d'être intermédiaires entre les deux positions extrêmes. Observons en effet un sporange de *Polystichum Filix Mas* qui se dessèche sur le porte-objet d'un microscope. On voit d'abord une fente se produire entre les deux extrémités de l'anneau (pl. 1, fig. 2), puis en même temps que cette fente se poursuit à travers le sporange, l'anneau se redresse peu à peu et les spores ainsi mises à nu peuvent soit tomber sur le sol, soit rester encore adhérentes en masse aux parois du sporange. L'anneau, en se redressant, a bientôt atteint la position rectiligne, puis il la dépasse et acquiert une courbure inverse de celle qu'il affectait précédemment

(pl. 1, fig. 3); sa déformation est souvent telle que ses deux extrémités arrivent à se toucher par leur face interne (pl. 1, fig. 4). Alors il y a un moment d'arrêt suivi d'une brusque détente, qui ramène tout à coup l'anneau à sa position primitive (pl. 1, fig. 5). On voit l'utilité de cette détente; celles des spores en effet qui n'étaient pas encore tombées au moment de la formation de la fente, étaient pour la plupart restées fixées à l'extrémité de l'anneau pendant que celui-ci effectuait le premier mouvement; elles peuvent être projetées à une certaine distance par le brusque retour que je viens de signaler.

Après cette fermeture du sporange, qui n'est jamais complète, un second mouvement se produit plus lent que le premier, mais de même nature, l'anneau se redresse encore, mais cette fois il ne dépasse pas la position rectiligne, souvent même il ne l'atteint pas. C'est la position d'équilibre du sporange ouvert; il la conserve tant qu'on le préserve du contact de l'eau. Dans l'eau, on le verrait rapidement revenir à la forme d'avant la déhiscence.

La fente transversale que j'ai signalée tout d'abord n'est pas la seule qui se produise pendant le phénomène que je viens de décrire. On ne conçoit pas en effet comment les parois du sporange auraient pu, sans une nouvelle rupture, suivre les mouvements de l'anneau élastique. Pendant le premier redressement on peut voir les cellules à parois minces se séparer de l'anneau, qui se trouve ainsi presque complètement isolé; seules ses deux extrémités sont encore en rapport avec les autres parties du sporange.

Examen critique des explications de la déhiscence. — Tels sont les phénomènes qu'il s'agit d'expliquer. Il est à peine besoin d'insister sur ce point hors de toute contestation que les cellules à parois minces ne jouent aucun rôle actif dans la déhiscence. S'il restait encore quelques doutes, on les lèverait en montrant que l'anneau entièrement isolé se conduit exactement de la même façon que lorsque le sporange est in-

tact. On dit généralement que c'est à l'élasticité des cellules qui le composent que l'anneau doit ses propriétés. L'insuffisance de cette explication saute aux yeux et le mot élasticité, comme quelquefois celui d'hygroscopicité, sert seulement à cacher l'ignorance où on se trouve de la nature intime des faits. M. Hans Schinz, qui s'est dernièrement occupé de cette question, repousse tout d'abord l'explication reposant sur la plus grande contraction de la face externe des cellules. Dans cette dernière hypothèse, en effet, la paroi externe devrait toujours rester tendue pendant et après la dessiccation. Or il n'en est rien, cette paroi se plisse et devient concave comme on peut le voir sur les figures 3 et 4. Il est d'ailleurs inutile d'insister sur la réfutation d'une opinion que rien ne justifie.

M. Schinz propose une autre explication. D'après lui, la structure des parois épaissies ne serait pas homogène, les couches internes seraient plus hydratées et se contracteraient davantage. De là le rapprochement des deux branches de l'U. Cette manière de se rendre compte des faits est purement hypothétique et les idées théoriques sur lesquelles elle repose ne sont rien moins que démontrées. De plus il me paraît impossible d'expliquer de cette façon les différents mouvements qu'on peut observer sur l'anneau élastique. La brusque détente qui suit le premier redressement se trouve même être incompatible avec les idées de M. Schinz. On peut d'ailleurs, par une expérience très simple, montrer que ce n'est pas de ce côté qu'il faut chercher la vérité.

Il n'est pas très difficile en effet de faire dans un sporange une coupe parallèle au plan de symétrie et intéressant à peu près toutes les cellules de l'anneau, une coupe séparant l'anneau en deux parties égales par exemple. Dans ces conditions, si l'explication de M. Schinz est exacte, chacune des moitiés de l'anneau devra se recourber comme l'anneau entier, puisque la cause du mouvement n'a pas été supprimée. Or, on observe que, dans l'air sec comme dans l'eau, les moitiés d'anneau ne changent pas sensiblement de forme. Il faut donc avoir recours à une autre explication.

Explication de la déhiscence. — C'est, à mon sens, la pression variable de l'intérieur des cellules qui, jointe à une forme spéciale de ces mêmes cellules, est la cause déterminante de la déhiscence. Examinons en effet comment varie le contenu des cellules pendant le cours d'une déhiscence normale. Au commencement, toutes les cellules sont pleines d'eau ; pendant que l'anneau se redresse puis se recourbe en sens inverse, le contenu ne change pas de nature, mais il diminue forcément, puisque le volume de la cellule diminue dans de grandes proportions. Si on compare en effet deux cellules correspondantes des figures 1 et 4, faites à la même échelle, on voit que le volume de l'une est plus du double de celui de l'autre. Cette perte d'eau s'explique très facilement ; l'atmosphère ambiante étant desséchée, il se produit une évaporation à travers la membrane mince. Lorsque l'anneau présente la forme indiquée par la figure 4, les cellules ont un volume minimum. Au moment de la détente, les cellules recouvrent à peu près leur volume primitif sans que la quantité d'eau ait augmenté, on aperçoit dans chacune d'elles une grosse bulle d'air (pl. 1, fig. 5). Pendant que l'anneau se redresse de nouveau, la bulle d'air augmente de volume et finit par occuper la cellule entière, l'eau ayant complètement disparu. On est alors arrivé à la position d'équilibre indiquée par la figure 6.

Il ne reste plus qu'à interpréter ces faits pour avoir une explication complète du phénomène. Lorsque l'eau s'évapore à travers la paroi mince sans être remplacée, la pression diminue à l'intérieur de la cellule ; le volume tend donc à diminuer comme celui d'une vessie lorsqu'on retire l'air qu'elle contient. Dans le cas qui nous occupe, la diminution de volume ne peut se faire que d'une façon, par la dépression de la paroi externe qui seule est flexible. La pression diminuant encore les deux parois latérales se rapprocheront et on arrivera peu à peu à la position indiquée par la figure 4. Enfin les gaz dissous dans le suc cellulaire se dégageront comme cela se voit dans un vase à la surface duquel on fait le vide. La forma-

tion d'une bulle augmentera brusquement la pression à l'intérieur de la cellule, de là l'augmentation de volume des cellules et le retour de l'anneau à sa position primitive. L'évaporation continuera toujours à travers la paroi mince et la pression commencera de nouveau à diminuer jusqu'à ce que l'eau ait complètement disparu. C'est ce qui explique la fin de la déhiscence.

Comme pour les fruits ou les anthères, on peut, dans le cas qui nous occupe, faire ce qu'on pourrait appeler la contre-épreuve de la déhiscence, c'est-à-dire faire fermer sous l'action de l'eau un sporange qui s'est ouvert sous l'action de la dessiccation. Cette expérience présente même un intérêt tout spécial, car elle apporte une nouvelle vérification à l'explication qui a été proposée. Plongeons en effet dans l'eau un sporange ouvert et observons au microscope ce qui va se passer. L'anneau commence à se recourber presque immédiatement et en même temps l'eau pénètre dans l'intérieur des cellules et mouille les parois. L'air qui remplissait la cellule se trouve ainsi réduit à l'état d'une bulle sphérique tout à fait comparable à celle que nous avons vue apparaître pendant la déhiscence. Il est intéressant de suivre la diminution de volume de cette bulle et de constater qu'elle finit par disparaître non en sortant de la cellule, mais en se dissolvant complètement dans l'eau.

Ce dernier fait jette une certaine lumière sur une circonstance qui pourrait paraître obscure dans l'explication de la déhiscence : je veux parler de la provenance d'une bulle d'air dans les cellules. On pourrait dire, en effet, qu'une bulle d'air aussi considérable n'a pas pu se dégager du liquide contenu dans la cellule. Or, puisque cette bulle se redissout dans la même quantité de liquide, il n'y a plus d'objection possible. La faible pression de ce gaz, en même temps qu'elle explique la dépression de la paroi externe des cellules, nous rend compte de la facilité avec laquelle s'opère la dissolution.

On peut aussi se demander pourquoi, dans sa position d'équilibre après la déhiscence, l'anneau reste rectiligne et

pourquoi il ne reprend pas sa forme primitive. En d'autres termes, si nous avons vu comment l'anneau atteint la position rectiligne, il reste à expliquer pourquoi il la conserve. Une des principales raisons me paraît être la difficulté qu'éprouve l'air à entrer dans la cellule; la pression intérieure du gaz reste donc ainsi inférieure à la pression atmosphérique. La cause qui a produit le redressement de l'anneau subsistant, il est donc naturel que le redressement subsiste. Il faut de plus remarquer que lorsque les parois cellulaires sont sèches, elles perdent de leur flexibilité; on conçoit donc qu'elles conservent la position où elles se sont desséchées, alors même que la cause qui leur a donné cette position aurait disparu. Il est d'ailleurs très fréquent de voir des sporanges, ouverts et desséchés depuis longtemps, revenus à peu près à leur forme primitive. C'est que, dans ce cas, la pression ne s'est pas conservée assez faible à l'intérieur des cellules. Comme vérification de cette hypothèse, on peut remarquer qu'alors, lorsqu'on met le sporange dans l'eau, la dissolution du gaz se fait moins rapidement que lorsqu'on opère sur un sporange redressé et fraîchement ouvert.

Cas particuliers. — La déhiscence, telle que je viens de la décrire et de l'expliquer, présente le maximum de complication. Lorsque les conditions ne sont pas très favorables, par exemple lorsque la sécheresse n'est pas suffisante, ou lorsque les parois n'ont pas atteint la résistance voulue, la déhiscence se simplifie beaucoup ou même ne se produit pas. Quelquefois la force développée est à peine suffisante pour briser les parois du sporange et l'anneau ne se redresse qu'incomplètement. Il est aussi fréquent de remarquer des sporanges où les parois internes et latérales des cellules élastiques sont restées minces; alors la déhiscence n'a jamais lieu. Entre ce cas et le cas norma on trouve des intermédiaires. Il peut en effet arriver que deux ou trois cellules seulement aient leurs parois épaissies. Alors la déhiscence est encore possible, et on peut constater qu'elle est due seulement à l'action des deux ou

trois cellules différenciées. Ces cellules sont en effet les seules qui changent de forme et soient le siège des phénomènes qui ont été décrits.

Il est intéressant de remarquer que les substances avides d'eau, telles que la glycérine, agissent sur l'anneau élastique de la même façon que l'air sec. Si, en effet, on observe un sporange mûr, mais non encore ouvert, plongé dans la glycérine, on le voit s'ouvrir, se recourber, puis se refermer brusquement après la formation d'une bulle d'air dans chaque cellule de l'anneau. Ce résultat est évidemment dû à ce que, suivant les lois de l'endosmose, l'eau traverse la paroi mince beaucoup plus vite que ne le fait la glycérine. Mais bientôt la glycérine elle-même traverse la paroi et vient augmenter la pression à l'intérieur de la cellule ; le sporange revient donc peu à peu à sa position primitive et reste finalement fermé au lieu de rester ouvert.

La netteté des résultats qu'on peut obtenir avec les Polypodiacées permet de prendre le sporange de cette tribu comme le type auquel on peut rapporter le cas des autres Fougères. Ce qui caractérise en effet le sporange des Fougères, c'est la présence de ces cellules spéciales que je continuerai à appeler élastiques, quelque mauvaise que soit cette expression. Ces cellules peuvent être distribuées de différentes façons sur le sporange, mais leur rôle et leur structure sont toujours les mêmes. La plupart du temps elles forment un anneau, et alors elles fonctionnent exactement comme chez le *Polystichum*. L'anneau se redresse et il se produit une fente qui est toujours dans un plan perpendiculaire à celui de l'anneau. C'est ainsi que, chez les Hyménophyllées, on trouve un anneau presque complet situé dans le plan équatorial du sporange ; la ligne de déhiscence sera donc parallèle à un méridien. Il est à remarquer que dans cette tribu, chez le *Trichomanes* par exemple, l'anneau n'est pas toujours formé d'une simple file de cellules, il peut s'élargir par endroits et présenter deux cellules en largeur. On conçoit que la paroi radiale qui sépare ces deux cellules rende plus difficiles les mouve-

ments de l'anneau. Nous verrons cette disposition s'exagérer chez d'autres espèces.

Chez les *Schizæa*, l'anneau, toujours parallèle à une section transversale du sporange, se trouve voisin du pôle opposé à l'insertion du pédoncule; il fonctionne donc exactement de la même façon que chez le *Trichomanes*, mais, vu sa position et son peu d'étendue, son action sera plus faible.

OSMONDÉES. — Les Osmondées se rapprochent beaucoup du type précédent. Le sporange du *Todea* présente, en effet, un anneau incomplet voisin du sommet. Chez l'Osmonde, l'anneau s'est élargi en se raccourcissant et les cellules élastiques forment une petite plage circulaire près du pôle du sporange. Les autres cellules du sporange sont à parois minces, excepté cependant celles qui bordent la ligne de déhiscence qui, dans ce cas exceptionnel, se trouve déterminée morphologiquement. On voit, en effet, tout le long d'un méridien, des cellules petites, allongées et ne présentant qu'une faible cohésion suivant une ligne déterminée (pl. 1, fig. 7). Les parois radiales et internes sont épaissies et lignifiées, mais bien moins que pour les cellules élastiques. Cette disposition est éminemment favorable à la déhiscence, d'abord parce qu'elle donne lieu à une ligne de moindre résistance, et ensuite parce qu'elle donne une certaine consistance à la partie du sporange qui ne renferme pas de cellules élastiques. La plaque de cellules élastiques étant en effet fort peu étendue, il pourrait se faire qu'au moment où elle se contracte, la moitié opposée du sporange s'aplatisse au lieu de s'ouvrir, ce qui n'a pas lieu, grâce aux cellules qui longent la ligne de déhiscence. Il faut le remarquer, les cellules élastiques formant ici une plage, il y a donc des parois radiales dans toutes les directions, ce qui rend difficile des mouvements analogues à ceux qui ont été étudiés chez les Polypodiacées; aussi, chez l'Osmonde, ces mouvements sont-ils plus restreints.

Le sporange des Marattiées s'ouvre par une fente longitudinale qui part du point d'insertion du pédoncule et parcourt

à peu près les trois quarts d'un méridien complet; les parois sont presque complètement formées de cellules élastiques, allongées suivant le grand axe du sporange. C'est seulement dans le voisinage de la ligne de déhiscence qu'on trouve des cellules non lignifiées; dans cette famille, je n'ai d'ailleurs pu observer que des échantillons desséchés.

OPHIOGLOSSÉES. — Les Ophioglossées occupent une place à part parmi les Filicinées, autant par la structure de leur sporange que par l'ensemble de leurs autres caractères. Nous ne trouvons plus en effet, chez ces plantes, les cellules élastiques qui caractérisaient les vraies Fougères; les parois des sporanges se composent de plusieurs assises de cellules non lignifiées, mais qui cependant ont une certaine consistance.

Le *Botrychium Lunaria* a une inflorescence ressemblant à celle de l'Osmonde, à côté de laquelle on le plaçait autrefois. N'ayant étudié que des échantillons desséchés, il m'est impossible de donner des renseignements très circonstanciés sur la déhiscence. Il est facile néanmoins d'observer une fente longitudinale qui fait presque tout le tour du sporange. L'épiderme se compose de cellules isodiamétriques à parois épaisses, et les assises sous-épidermiques ne renferment que des cellules à parois plus minces et allongées tangentiellement. Il y a tout lieu de supposer que c'est à l'antagonisme de ces deux couches qu'est due la déhiscence, si on se rappelle que, toutes choses égales d'ailleurs, les cellules se contractent d'autant moins que leurs parois sont moins épaisses et qu'elles sont plus allongées dans la direction considérée.

Les sporanges des *Ophioglossum*, au lieu d'être seulement reliés par un pédoncule au reste de la plante, sont complètement adhérents à la feuille qui les porte, leur cavité étant en quelque sorte creusée dans ses tissus. Les spores s'échappent par une fente transversale située à la hauteur du milieu du sporange. Dans le voisinage de cette fente, les tissus ont à peu près la même structure que dans les parois du sporange du *Botrychium*. L'épiderme est formé de cellules à parois assez

épaisses et les couches sous-épidermiques se composent de cellules à parois plus minces et allongées perpendiculairement à la ligne de déhiscence; le mécanisme de la déhiscence est donc le même que chez le *Botrychium*. On voit donc que les sporanges des Ophioglossées, si différents par leur aspect, se rapprochent par leur structure, tout en se différenciant de ceux des autres Fougères. C'est là une raison de plus pour faire des Ophioglossées une famille à part parmi les Cryptogames vasculaires.

Je n'ai pas cru devoir faire entrer les Rhizocarpées dans le cadre de ce travail à cause du peu d'analogie que présente leur fructification avec celles des autres Cryptogames vasculaires, et surtout à cause du milieu où vivent généralement ces plantes. Les Rhizocarpées sont en effet aquatiques et ce n'est pas par l'action de la sécheresse que s'opère la dissémination de leurs spores.

II

ÉQUISÉTACÉES.

EQUISETUM ARVENSE. — *Description du sporange.* — L'épi fructifère des Prêles se compose, on le sait, d'un certain nombre d'écussons ou plaques hexagonales reliés à la tige par un petit pédoncule fixé en leur milieu. La face interne de ces écussons, celle qui regarde la tige, porte autour du point d'insertion du pédoncule un certain nombre de sporanges de forme oblongue dirigés perpendiculairement à la surface de l'écusson. Pendant leur développement et jusqu'à leur maturité, les écussons se touchent par leurs bords, en sorte que leur surface externe présente l'aspect d'un carrelage hexagonal et que les sporanges situés sur leur face interne se trouvent physiologiquement enfermés.

Il n'en est plus de même au moment de la maturité des spores. On voit les écussons se séparer les uns des autres, soit

par la contraction de leurs tissus, soit surtout par l'écartement de leurs pédoncules dû à une élongation tardive de l'axe de l'épi. Les sporanges sont donc mis à nu et ne tardent pas à s'ouvrir sous l'action desséchante de l'atmosphère ambiante. La déhiscence se produit par une fente longitudinale située tout le long du sporange, du côté qui regarde le pédoncule. La fente formée s'élargit plus ou moins et donne passage à un grand nombre de spores dont la dissémination se continue d'une façon très curieuse. Si l'on met sur le porte-objet d'un microscope un certain nombre de ces spores nouvellement sorties du sporange, on voit se produire comme une sorte de fourmillement, chaque spore semble sautiller et finalement apparaît munie de quatre petits rubans déployés fixés à l'un de ses pôles par une de leurs extrémités. Au bout de quelques instants tout rentre dans le repos, au moins tant que l'état hygrométrique de l'atmosphère reste invariable ; nous reviendrons d'ailleurs avec plus de détails sur la nature de ces mouvements et les causes qui les provoquent.

Structure du sporange. — Il y a lieu d'abord d'examiner le mécanisme de l'ouverture du sporange, et pour cela il est indispensable d'en connaître la structure. Au moment de la maturité, les parois du sporange se composent d'une seule assise de cellules dont l'aspect rappelle celui des cellules fibreuses de l'anthère. Les parois sont en effet formées de cellulose pure, et portent des ornements lignifiés qui affectent généralement la forme d'une spirale. Les cellules de la paroi du sporange sont donc spiralées. Sur toute la partie de la surface qui n'avoisine pas la ligne de déhiscence, elles sont orientées suivant l'axe du sporange, en sorte que l'axe de la spire est lui-même parallèle à la direction du sporange (pl. 1, fig. 10). Dans le voisinage de la ligne de déhiscence, il en est autrement; la direction des cellules change peu à peu et finit par devenir perpendiculaire à la ligne de déhiscence. A ce moment, les ornements changent quelquefois de forme; de spiralés qu'ils étaient ils peuvent devenir annelés (pl. 1,

fig. 11). C'est même ce qui a lieu en général pour les cellules qui doivent être séparées les unes des autres au moment de la formation de la fente. De cette façon, la résistance à vaincre est moindre, puisque les deux bords de la valve ne sont reliés par aucun élément lignifié.

Inégalité de contraction des parties lignifiées et non lignifiées. — Cette disposition des cellules spiralées ou annelées nous servira pour expliquer l'ouverture du sporange sous l'action de la dessiccation. Il suffit pour cela d'appliquer la même règle qui nous a servi à expliquer la déhiscence de la plupart des anthères : toutes choses égales d'ailleurs, la cellulose lignifiée se contracte moins sous l'action de la dessiccation que la cellulose pure. Les cellules spiralées des *Equisetum* sont même le meilleur exemple qu'on puisse donner pour démontrer cette règle. Considérons en effet une de ces cellules dont la spirale présente cinq tours, et mesurons successivement ses dimensions lorsqu'elle est humectée d'eau et desséchée (pl. 1, fig. 8 et 9). Nous voyons que la dimension longitudinale parallèle à l'axe de la spirale a été réduite dans de grandes proportions ; elle était égale à 20 divisions du micromètre avant la dessiccation, après elle était réduite à 14 divisions. Ce résultat tient à ce que la cellulose qui sépare les tours de spirale s'est fortement contractée ; la spirale s'est trouvée de cette façon très surbaissée. Dans une direction perpendiculaire, la contraction a été très faible, la dimension de la cellule est restée sensiblement égale à 4 divisions. La raison en est que les tours de spire, formés de matière lignifiée, sont sensiblement parallèles à la dimension transversale de la cellule dont ils doivent par conséquent rendre la contraction très faible. En résumé, la contraction de la cellule suivant l'axe de la spirale sera à peu près celle de la cellulose pure, et la contraction dans une direction perpendiculaire, celle de la cellulose lignifiée.

Explication de la déhiscence. — On peut, à l'aide de ce

dernier résultat, expliquer la déhiscence du sporange. Lorsque la dessiccation se produira, la contraction suivant la longueur sera plus faible dans le voisinage de la ligne de déhiscence que partout ailleurs. Dans l'étude de la déhiscence des fruits, nous avons vu que cette circonstance seule suffit à produire une tension qui, dans le follicule de l'Hellébore, est suffisante pour déterminer la déhiscence. Il faut de plus remarquer que la contraction dans une direction perpendiculaire à la ligne de déhiscence sera la plus grande dans les cellules situées immédiatement de part et d'autre de cette ligne. C'est là une nouvelle circonstance qui contribuera à la production de la fente, facilitée d'ailleurs, nous l'avons vu, par le peu de résistance des tissus. Il est inutile de revenir sur ce point, que la sécheresse de l'atmosphère est la cause déterminante de la déhiscence; rien n'est plus facile, en effet, que de reproduire, pour les sporanges d'*Equisetum*, les expériences qui ont été décrites pour les fruits et les anthères. En somme, on voit que, si par sa cause externe et sa cause anatomique première la déhiscence du sporange que nous venons d'étudier se rapproche de celle des anthères, elle s'en éloigne par la façon dont l'inégalité de contraction entre les parties lignifiées et non lignifiées est mise à profit par la forme et la disposition des cellules.

Mouvements propres des spores. — Lorsque le sporange est ouvert, les spores mises en liberté se dispersent par de petits mouvements saccadés qui donnent à leur masse l'aspect d'une nuée d'insectes microscopiques; ces mouvements tiennent à la structure des parois des spores. De bonne heure, cette paroi se divise tangentiellement en plusieurs couches ; la couche interne se cutinise et servira de protection à la spore et la couche externe, par sa différenciation, contribuera à la dissémination de la spore. On aperçoit sur la surface de la spore quatre lignes spirales qui divisent la couche externe en autant de bandes. Au moment de l'ouverture du sporange, les bandes ainsi limitées, libres de toute adhérence entre

elles, ne sont plus rattachées à un pôle de la spore que par une de leurs extrémités ; au contact de l'air sec les spirales se déroulent brusquement et c'est là la cause des mouvements des spores.

On a quelquefois donné à ces filaments spiralés le nom d'élatères, pour les comparer aux organes du même nom qui se trouvent dans le sporogone des Hépatiques et avec lesquels ils n'ont aucune espèce de rapport morphologique. Cette comparaison était simplement fondée sur l'analogie présumée des rôles que jouent les organes en question dans la dissémination des spores ; on verra que même cette comparaison physiologique n'a pas de base suffisante pour permettre de rapprocher sous le même nom des organes aussi différents. Quoi qu'il en soit, cherchons à découvrir la cause des mouvements de ces prétendues élatères. Si on les traite par la fuchsine, on voit que la plus grande partie de leur substance reste incolore, tandis qu'une mince couche située sur la face interne de la spirale se colore en rouge. Il y a donc entre les deux faces de la spirale une différence de composition chimique ; la partie externe en cellulose pure devra se contracter plus que la partie interne lignifiée ou cutinisée. De là, on le conçoit, le redressement de la spirale.

Lorsque les quatre élatères sont déroulées, elles restent immobiles si l'état hygrométrique ne change pas ; elles reprendraient leur forme spiralée si on les mettait dans l'eau. Des changements dans l'état hygrométrique sont donc nécessaires aux mouvements des spores ; dans une même période une spore ne peut donc se déplacer qu'une seule fois si les quatre élatères se déroulent en même temps ou quatre fois si elles se déroulent successivement, ce qui me paraît être un cas fort rare. L'apparence du mouvement continu qui se présente d'abord lorsqu'on regarde une grande quantité de spores, est due aux mouvements successifs de spores différentes et non des mêmes spores.

III

LYCOPODIACÉES.

SELAGINELLA DENTICULATA. — Chez les Sélaginelles on trouve des sporanges de deux sortes : les uns contiennent quatre grosses spores destinées à donner des prothalles femelles, ce sont les macrosporanges, on en trouve seulement un ou deux à la base de chaque épi; les autres, plus nombreux et plus petits, renferment un grand nombre de spores qui donneront naissance aux anthérozoïdes. J'étudierai en particulier les premiers, que leur forme et leur structure rapprochent des sporanges des autres Lycopodiacées.

Un macrosporange, fixé par un pédoncule très faible à la base d'une feuille, est symétrique par rapport à un plan passant par l'axe de la tige et perpendiculaire à cette feuille (pl. 1, fig. 12). Il présente quatre renflements correspondant aux quatre spores; la ligne de déhiscence est perpendiculaire au plan de symétrie, elle passe au fond de la dépression qui sépare les renflements médians et va rejoindre le point d'insertion du pédoncule. Le sporange se trouve ainsi divisé en deux valves dont les bords se recourbent légèrement vers l'extérieur.

Structure et déhiscence d'un macrosporange. — Les parois se composent de deux assises de cellules. L'assise sous-épidermique, formée de cellules à parois très minces, a presque toujours disparu au moment de la maturité. L'épiderme subsiste et c'est à sa structure que l'on doit attribuer le phénomène de la déhiscence; les cellules qui le composent n'offrent rien de particulier dans leur forme, elles sont polygonales et légèrement allongées dans une direction variable; c'est dans la composition chimique des parois que se trouve leur trait caractéristique (pl. 1, fig. 13 et 14). La face interne, ainsi que

les parois radiales, sont lignifiées, tandis que la face externe est composée de cellulose pure. De là l'inégalité de contraction entre les deux faces de la cellule et la courbure des valves vers l'extérieur. Les cellules ne présentent pas partout la même forme : sur le bord des valves elles sont allongées radialement, la paroi interne est épaissie et les parois radiales vont en s'amincissant à mesure qu'elles se rapprochent de la surface extérieure. On conçoit que cette disposition augmente la flexibilité de la cellule et facilite ainsi la courbure, qui est en effet plus prononcée dans cette région. Dans la partie centrale des valves, les cellules sont plus plates et l'épaisseur des parois radiales, constante d'un bout à l'autre, est à peu près égale à celle de la paroi interne.

Avant l'ouverture du sporange, la ligne de déhiscence se trouve marquée d'une façon très nette par une différenciation notable des cellules. On voit en effet, dans la figure 13, les deux bords des valves reliés par 5-6 cellules à parois très minces et non lignifiées, qui n'offrent qu'une très faible résistance ; elles sont destinées à être déchirées irrégulièrement au moment de la dessiccation. La ligne de déhiscence n'est donc qu'une ligne de moindre résistance des parois.

Analogie entre la déhiscence du sporange des Sélaginelles et celle de l'anthère des Cassia. — Il y a lieu de remarquer l'analogie complète qui existe entre le mécanisme de l'ouverture de l'anthère des *Cassia* et celui qui vient d'être décrit pour le sporange des Sélaginelles. Dans les deux cas, en effet, nous voyons des cellules entièrement lignifiées, sauf sur leur paroi externe, et c'est la contraction de cette dernière paroi qui produit la déhiscence (1).

Différence entre la déhiscence des Sélaginelles et celle des Fougères. — Il serait plus inexact de comparer les phéno-

(1) *Recherches sur la structure et la déhiscence des Anthères* (*Annales des Sciences naturelles Bot.*, 7e série, tome I, 1885).

mènes que nous venons de décrire à ceux du même ordre qui ont été étudiés dans le sporange des Fougères. Si les cellules qui produisent la déhiscence présentent quelque analogie dans leur structure, cette analogie n'est qu'apparente; enfin et surtout la manière dont ces cellules se comportent au moment de leur dessiccation est complètement différente. Chez les Fougères, c'est à la pression du contenu de la cellule que sont dus les mouvements de l'anneau élastique. Chez les Lycopodiacées, au contraire, c'est la contraction propre des parois qui joue le rôle principal; on peut le démontrer par une expérience qu'il est intéressant de comparer à celle de même nature qui a été faite pour les Fougères. On prend une coupe mince faite dans la paroi du sporange perpendiculairement à la ligne de déhiscence, on l'humecte d'eau et on constate qu'elle a la même forme que dans le sporange non encore ouvert. Si on la laisse se dessécher, on la voit se déformer peu à peu, puis se recourber vers l'extérieur grâce à la contraction des parois externes. On a vu que dans les mêmes conditions, une coupe faite dans les cellules élastiques d'une Fougère ne change pas de forme. La cause de la déhiscence est donc complètement différente dans les deux cas.

Si des Sélaginelles on passe aux autres Lycopodiacées, on ne trouve pas de changements essentiels dans la structure du sporange. Sous ce rapport il n'y a presque pas de différence à signaler entre les Lycopodes et les Sélaginelles. On trouve toujours, au moment de la maturité, une seule assise de cellules dont la face externe seule n'est pas lignifiée.

PSILOTUM TRIQUETRUM. — Chez le *Psilotum* il survient quelques complications : d'abord, comme on sait, le sporange se compose de trois loges distinctes s'ouvrant chacune par une fente (pl. 1, fig. 15), puis les parois sont plus épaisses ; audessous de l'épiderme qui est tout à fait comparable à celui des Sélaginelles, on voit 2-4 assises de cellules à parois très minces, qui ne peuvent d'ailleurs jouer aucun rôle important dans la déhiscence. En somme, le mécanisme de la formation

des fentes reste le même, il est toujours la conséquence de la structure spéciale de l'épiderme.

Tmesipteris tannensis. — Chez le *Tmesipteris* le sporange est biloculaire (pl. 1, fig. 16), il s'ouvre par deux fentes situées sur le prolongement l'une de l'autre dans un plan perpendiculaire à celui de la cloison. L'aspect de ce sporange rappelle celui d'une capsule de Véronique. Sur les échantillons secs que j'ai eus à ma disposition, les parois se composaient de 4 ou 5 assises de cellules (pl. 1, fig. 17). L'épiderme présentait la même forme générale que chez la Sélaginelle, mais la paroi externe des cellules était lignifiée et ne différait pas sensiblement des autres. Voilà donc la cause ordinaire de la déhiscence disparue, voyons comment elle est remplacée. Les assises sous-épidermiques sont lignifiées elles aussi et se composent de cellules allongées perpendiculairement à la ligne de déhiscence, tandis que les cellules de l'épiderme sont allongées radialement, c'est-à-dire dans une direction perpendiculaire. On voit donc, si l'on se rapporte à ce qui a été démontré à propos des fruits à péricarpe sec, que, dans la direction des cellules sous-épidermiques, la contraction devra être plus grande dans l'épiderme que dans les couches sous-jacentes. Les valves devront donc se recourber vers l'extérieur. Le sporange du *Tmesipteris* est donc, si on le compare aux sporanges des autres genres de la même famille, un exemple remarquable où l'on voit une modification très faible dans la structure, la lignification d'une simple paroi, supprimer la cause de la déhiscence, tandis qu'une autre modification dans les assises sous-épidermiques rétablit une cause toute différente, mais dont l'effet est exactement le même.

Isoetes. — Le sporange des *Isoetes* diffère beaucoup de celui des autres Lycopodiacées; ses parois sont minces, non lignifiées et ne s'ouvrent pas d'une façon régulière, mais se détruisent irrégulièrement pour mettre les spores en liberté. Il n'y a donc pas là de déhiscence proprement dite. Ce résultat

était d'ailleurs facile à prévoir, car des phénomènes analogues à ceux que je viens de décrire chez les autres Lycopodiacées, seraient difficilement compatibles avec la station aquatique des *Isoetes*.

CONCLUSIONS.

Il résulte de l'étude qui précède qu'autant la structure du sporange est homogène dans une même famille de Cryptogames vasculaires, autant elle est variable lorsqu'on passe d'une famille à une autre. A chaque mode de structure correspond, comme on pouvait s'y attendre, un mécanisme spécial pour la déhiscence. Chez les Equisétacées, le sporange a presque la même structure qu'un grand nombre d'anthères de Phanérogames (*Borrago*, *Iris*, etc.). Il est formé de cellules spiralées, et c'est à la différence de contraction de la cellulose pure des parois et de la cellulose lignifiée de la spirale qu'est due la formation de la fente. On a vu qu'en outre les spores une fois mises en liberté pouvaient encore se déplacer grâce à la structure de leurs parois ; c'est aussi à la différence de contraction des parties lignifiées et non lignifiées des appendices des spores que sont dus ces mouvements.

La déhiscence du sporange des Lycopodiacées peut s'expliquer par le même principe, mais elle n'est rendue possible que par une tout autre disposition des parties lignifiées. Ici, les parois externes des cellules épidermiques sont composées de cellulose pure, tandis que les parois internes et latérales sont lignifiées; la face externe des cellules devra donc se contracter davantage. On a vu que le cas des Lycopodiacées pouvait être rapproché de celui de l'anthère du *Cassia eremophila*.

Quant aux Fougères, la déhiscence de leur sporange est si caractéristique qu'on ne peut la comparer, à ma connaissance, à aucun des autres phénomènes que nous présente le règne végétal. On se souvient que les différents mouvements effectués par les cellules élastiques sont dus aux changements de pression que produit la sécheresse de l'air dans l'intérieur de ces

cellules. Ce n'est donc pas à la contraction propre des parois qu'est due l'ouverture des sporanges. Les Ophioglossées forment un groupe à part d'un intérêt secondaire au point de vue de la déhiscence.

En somme, si les dispositions anatomiques qui facilitent la déhiscence chez les trois groupes de Cryptogames vasculaires qui viennent d'être étudiés sont très différentes, les conditions de milieu qui la provoquent sont toujours les mêmes ; la sécheresse de l'atmosphère est toujours la cause déterminante de l'ouverture des sporanges.

(*Ce travail a été fait au laboratoire des recherches botaniques de l'École Normale Supérieure.*)

EXPLICATION DES FIGURES

Planche 1.

Polystichum Filix mas.

Fig. 1. Sporange non encore ouvert. — *c*, cellule élastique.

Fig. 2, 3, 4, 5. Différentes formes que prend le sporange pendant la déhiscence ; dans la figure 5, chacune des cellules de l'anneau contient une bulle d'air *b* produite au moment du brusque passage de la forme 4 à la forme 5.

Fig. 6. Position d'équilibre que conserve l'anneau desséché. Les cellules élastiques sont pleines d'air.

Osmunda regalis.

Fig. 7. Coupe perpendiculaire à la ligne de déhiscence. — *a*, petite cellule à parois épaissies ; *b*, cellule à parois minces ; *d*, point où se fera la séparation des valves.

Equisetum arvense.

Fig. 8. Cellule spiralée de la paroi du sporange avant la dessiccation.

Fig. 9. La même, desséchée.

Fig. 10. Figure schématique indiquant la disposition des cellules sur le sporange. — *ld*, ligne de déhiscence.

Fig. 11. Quelques cellules spiralées et annelées prises près de la ligne de déhiscence.

Selaginella denticulata.

Fig. 12. Sporange non encore ouvert. — *ld*, ligne de déhiscence.

Fig. 13. Coupe perpendiculaire à la ligne de déhiscence. — *d*, cellules destinées à être brisées au moment de la déhiscence; *e*, cellules de l'épiderme dont la paroi extérieure *p* seule n'est pas lignifiée.

Fig. 14. Coupe éloignée de la ligne de déhiscence. — *p*, paroi externe non lignifiée.

Psilotum triquetrum.

Fig. 15. Section transversale d'un sporange ouvert par trois fentes *f*.

Tmesipteris tannensis.

Fig. 16. Section transversale d'un sporange ouvert par deux fentes *f*.

Fig. 17. Coupe perpendiculaire à la ligne de déhiscence. — *e*, cellules de l'épiderme lignifiées; *a*, cellules sous-épidermiques lignifiées.

NOTES

SUR

QUELQUES CHAMPIGNONS PARASITES

NOUVEAUX OU PEU CONNUS

Par M. V. FAYOD

I

Endomyces parasiticus (sp. nov.).

(Pl. 2, fig. 1-12.)

Les mycologues qui ont fait des Agaricinées leur étude spéciale auront probablement déjà rencontré des exemplaires de l'*Agaricus rutilans* Pers. (1), ayant des lamelles entièrement velues. Ces lignes ont pour objet de donner l'explication de cette pubescence anormale.

L'*Agaricus rutilans* variant beaucoup, ainsi que l'a remarqué encore dernièrement M. Roumeguère (2), les opinions des agaricologues à son sujet sont loin d'être semblables. Tandis que la plupart des auteurs anciens qui en font mention, Schæffer, Bulliard, d'Albertini et Schweinitz, Persoon, de Candolle, Secretan, Schumacher, Harzer, Krombholz, Otto, Lenz, etc., ne mentionnent aucune villosité au sujet des lames de cet Agaric, d'autres, tels que Fries, et après lui Quélet, Berkeley, Gillet, etc., distinguent deux formes dans l'*A. rutilans* Pers. Elles ont été diagnosées comme suit par leur illustre auteur (3) :

(1) *Synopsis fung.*, p. 320.
(2) *Revue myc.*, n° 17, p. 50.
(3) *Hymenomycetes Europæi.*

AG. RUTILANS : ...*lamellis rotundatis*, *confertis*, *luteis*, *acie incrassatis*, *villosis aureis*.

AG. VARIEGATUS : ...*lamellis emarginatis*, *confertis*, *flavescenti-pallidis albidisve*, *acie inæquali integerrima concolori*.

C'est à cette dernière forme qu'il rapporte plus spécialement la diagnose de Persoon.

M. Gillet (1) en donne aussi des descriptions semblables et très claires. Ces deux formes sont en effet faciles à saisir dans leurs types extrêmes, mais ici, comme dans bien d'autres cas en Agaricologie, il ne manque pas d'une foule de formes intermédiaires, auxquelles ni l'une ni l'autre des deux diagnoses de Fries ne s'applique convenablement.

Cette vérité ne me conduit nullement à fusionner de nouveau ces deux formes en une seule espèce — car qu'est-ce que l'espèce si ce n'est une forme organique variant avec le milieu où elle vit et notre appréciation personnelle? — mais m'autorisera à me servir du vieux nom d'*Ag. rutilans*, pour désigner toute la série des Agarics compris entre l'*Ag. rutilans* Fr. et l'*Ag. variegatus* du même auteur.

Des observations que j'avais faites il y a quelques années, sur des Agarics de cette espèce récoltés dans les forêts de Pins des Alpes du Valais, me conduisirent à penser que les lamelles de cet Agaric pouvaient être normalement entièrement *villeuses*, ainsi que cela a lieu chez plusieurs *Inocybe*, *Pluteus*, etc., et j'étais disposé à expliquer ce fait par un développement extraordinaire de cystides, qui, quoique rares et à peine émergents à la surface de l'hyménium de tous les vrais *Tricholoma* à moi connus, sont en effet ordinairement développés sur la tranche des lames du *T. rutilans*. J'avais été autrefois empêché de vérifier la chose au microscope, et je fus d'autant plus aise de retrouver, sur un vieux tronc de Pin dans une forêt de Stuttgart, un exemplaire de l'espèce en question, dont les lamelles étaient recouvertes d'une villosité extraordinaire.

L'observation microscopique me montra immédiatement

(1) *Champignons qui croissent en France*, p. 103.

qu'il s'agissait d'une fongosité de tout autre nature et qui n'avait probablement rien de commun avec notre Agaric, si ce n'est qu'elle le prenait pour son hôte.

La première impression que produit l'aspect du parasite au microscope, est celle de ces nombreuses formes d'Hypocréacées, tels que les *Hypomyces*, etc., mais quelques minutes d'observation m'apprirent que le Champignon en question était bien plus intéressant. En effet, à côté de houppes de filaments en forme de gerbes, portant seulement des gonidies, il s'en trouvait d'autres, à qui étaient mélangés des filaments ascifères, et je reconnus en lui un *Ascomycète*, sinon identique, du moins fort semblable à celui que M. de Bary découvrit sur les feuillets de l'*Ag. melleus* (1), mais qu'il considérait alors (en 1856), il est vrai, comme une fructification de ce dernier. M. Tulasne, qui plus tard crut le reconnaître dans un *Hypomyces*, lui donna le nom spécifique de *decipiens* (2) et M. Reess (3) qui l'observa ensuite, redressa les erreurs commises par les précédents auteurs et en fit le type d'un genre nouveau, auquel il donna le nom d'*Endomyces*. Ainsi que nous allons le voir bientôt, il s'agissait d'une autre forme que, grâce à la libéralité et aux communications de M. le professeur de Bary, je suis maintenant en état de confronter avec la mienne.

Caractères du parasite. — Considérons d'abord le mode de végétation de cette singulière espèce.

Le mycélium est composé de filaments fort minces de 2-3 μ d'épaisseur, d'abord opaques, remplis de plasma finement granuleux, n'offrant que de loin en loin quelques vacuoles minuscules. Plus tard ils sont hyalins, contenant çà et là des gouttelettes d'apparence huileuse (4). Parmi ces filaments, les uns sont pourvus de cloisons nombreuses et généralement

(1) *Botanische Zeit.*, 1856.

(2) *Selecta fungorum carpologia*, III, p. 60.

(3) Reess, *Botanische Untersuchung. üb. d. Alkoholgährungspilze*, p. 77.

(4) N'ayant pas eu alors de l'acide osmique à ma disposition, je n'ai pu m'assurer si leur substance répondait à leur aspect. La potasse les dissolvait cependant.

très ramifiés et contournés; d'autres, par contre, rarement cloisonnés, sont moins sinueux et peu ramifiés.

La première espèce de ces filaments mycéliens paraît plus abondante dans les parties denses du tissu attaqué. Le mycélium ne se trouve pas dans toutes les parties de l'Agaric; j'ai examiné avec soin la chair du chapeau et celle du pied sur des coupes fines et n'ai pu me convaincre de sa présence, même en employant des réactifs colorants; il ne se trouve que dans les feuillets et la partie de la chair immédiatement sous-jacente.

C'est surtout dans la trame que les filaments mycéliens du parasite sont abondants. Ils s'y ramifient de la manière indiquée, mais végètent, comme le mycélium de beaucoup d'autres parasites, entre les cellules de leur hôte, sans envoyer de suçoirs dans leur intérieur.

Quoique l'Agaric en question n'ait, hormis l'aspect de ses feuillets, rien présenté d'anormal à l'observation microscopique et qu'il ait eu l'air d'être en parfaite santé, bien qu'assez vieux, il est facile de se convaincre que notre Ascomycète est un parasite. En effet, les filaments mycéliens de celui-ci ne pénètrent pas ceux de la trame de l'Agaric, mais s'y appliquent en différents points et se soudent avec eux dans les endroits de contact immédiat. On s'assure facilement de la véracité de ce fait en épilant sous le microscope, au moyen de fines aiguilles à préparer, une mince coupe de la trame des feuillets : on éprouve alors généralement beaucoup de difficultés à séparer les filaments des deux Champignons, et il arrive ordinairement que ceux du parasite se rompent plutôt que de se détacher; y parvient-on, on n'aperçoit, même en employant de forts grossissements et traitant avec les colorants alcooliques, aucune trace d'érosion sur les parois des cellules de l'Agaric aux endroits où ceux du parasite venaient d'être détachés (fig. 5 et 5', pl. 2). Les filaments attaqués perdent leur turgescence et leurs membranes paraissent se liquéfier plus ou moins, surtout celles des paraphyses et du subhyménium.

Leur protoplasma se résout alors en une matière d'appa-

rence huileuse, qui se fractionne promptement en une quantité de gouttelettes réfringentes. Ces phénomènes, évidemment pathologiques, démontrent encore mieux le parasitisme de l'espèce que la suture de ses filaments avec ceux de son hôte; M. de Bary s'appuyait même autrefois sur ce dernier fait pour soutenir la thèse contraire. Il se pourrait que la suture en question ne soit que la conséquence de la pression que subissent nécessairement les filaments du parasite de la part de ceux de l'Agaric.

Le mycélium parasite végète abondamment parmi les paraphyses. Il s'en élève perpendiculairement à la surface de l'hyménium de nombreux faisceaux de filaments, qui présentent exactement l'aspect d'une gerbe dressée. Ces filaments sont semblables à ceux du mycélium, sauf qu'ils sont plus réguliers quant à leur forme et qu'ils portent les fructifications que nous allons décrire tout à l'heure. Ils sont surtout remarquables par leur hydrotropisme manifeste : des filaments courbés presque à angle droit au-dessus de la surface des feuillets, ainsi que le montre la figure 1, ne sont pas rares du tout. Ces filaments sont ramifiés sympodialement à leur sommet (fig. 1 et 2) et sont septés. La formation de gonidies a lieu basipétalement et commence au sommet de leurs rameaux. Les gonidies (1) ne sont ici que les extrémités, en apparence non modifiées, des rameaux du gonidiophore, ainsi que M. Tulasne le décrit pour son *Hypomyces decipiens* (2). Leurs dimensions et surtout leur longueur varient infiniment; car les unes ont des dimensions triples et quadruples des autres. La taille moyenne est de 13 μ de long et 1,5 à 2 μ de large (fig. 4). Ces gonidies ont un plasma très finement granuleux et contiennent généralement de petites gouttelettes huileuses. La chute de la gonidie s'opère comme en général par la liquéfaction de la partie moyenne de la cloison qui l'a isolée (fig. 3). Il me semble probable qu'une fois tombées, les plus

(1) J'emploie ce mot de préférence à celui de « conidie » afin de marcher dans la voie des réformes proposée par M. de Bary (*Pilze*, éd. nov., p. 142).
(2) *Loc. cit.*, p. 60.

grosses d'entre elles peuvent encore se fragmenter en plus petites, car on remarque généralement que les gonidies occupant la surface des amas considérables qu'elles forment au sommet de certaines gerbes de filaments sont plus petites que celles qui sont au centre. J'ai essayé, mais vainement, de les faire germer sur de la gélatine fertilisée; la destruction très rapide du matériel vivant par des Podurelles, ne m'a pas permis de répéter ces expériences dans d'autres milieux.

Quant aux filaments ascogènes, ils sont semblables aux autres. Leur forme est peut-être un peu moins régulière (fig. 1). J'ai examiné attentivement le mycélium du parasite dans le but de m'assurer si les filaments ascogènes devaient leur existence à une copulation préalable; mes recherches ont eu un résultat entièrement négatif, et rien ne porte à croire qu'il y en ait une. En effet, les filaments ascifères portent fréquemment aussi des gonidies sur d'autres rameaux, et la position des asques est si parfaitement celle des gonidies, qu'il semble plausible d'admettre que les asques ne sont que des gonidies transformées par la formation de la substance sporogène. Je citerai à l'appui de cette manière de voir la figure 12, qui montre une phalange d'asques stériles qui sont disposées exactement comme des gonidies (*a* et *b*). Je ne discuterai pas ici, si ce que je nomme « asque » avec MM. de Bary et Reess, est vraiment un *ascus* ou un *sporangium*, car en principe la différence entre ces deux sortes de fructifications est nulle lorsqu'il s'agit de formes inférieures ou réduites. Je nomme ici « asques » les organes en question simplement parce qu'ils ont la forme et qu'ils rappellent le plus les asques typiques. Comme les ramifications des gonidiophores, les asques du parasite se forment acropétalement sur les filaments qui les portent. Ils sont piriformes et généralement courbés plus ou moins en cornue; en moyenne ils ont 12 μ de long et 6, 7 μ de large au sommet; ils sont donc sensiblement plus petits que ceux de l'*E. decipiens*, qui mesurent jusqu'à 15 μ de long et 9 μ de large; ces derniers sont surtout caractérisés par leur forme

plus trapue et moins atténuée à la base. La formation des asques de l'*E. parasiticus* s'effectue très vite : deux heures suffisent à leur entier développement. L'asque paraît d'abord sous la forme d'une extrémité renflée d'une branche ou d'un rameau du filament porteur. Ce renflement admet une vacuole dans son intérieur, puis une cloison qui se forme à sa base ne tarde pas à l'isoler du filament en question. Son plasma homogène est d'abord, à l'exception de la petite vacuole, finement granuleux; bientôt après apparaît une seconde vacuole, plus petite, vers la base de l'asque, et petit à petit des granulations plus grossières se montrent dans tout le protoplasme. Si l'on observe ces granulations d'une manière continue, on les voit se partager comme le feraient des noyaux de Mucor, par exemple; vu leur petitesse, je ne puis affirmer qu'elles en soient en effet et me borne à consigner le phénomène, remarquant que les ayant traitées avec de l'éosine, le picrocarmin, l'hématoxyline et le vert de méthyle, elles n'absorbèrent pas plus ces matières colorantes que le protoplasme ambiant. Vu leur petitesse, ce fait n'est pas concluant, et il serait fort intéressant d'élucider ce point-là sur l'*Endomyces decipiens*, qui a de plus gros asques. Je n'ai malheureusement pas eu le loisir d'étudier ces granulations sans discontinuité jusqu'à complète formation des spores. Le premier indice de la formation des spores est une agglomération de plasma plus dense au sommet de l'asque; plus tard les spores grossissent et semblent se former par la division de la vacuole centrale. Leur contenu, dès qu'on en peut apercevoir nettement les contours, est un liquide hyalin, circonscrit par des granulations du protoplasma ambiant (fig. 6 et 7).

Peu à peu tout le plasma granuleux de l'asque se trouve absorbé par les spores, dont le contenu devient opaque. Les spores mûres sont disposées, ainsi que M. de Bary l'a décrit en premier lieu pour l'*E. decipiens*, aux coins d'un tétraèdre dont le sommet occuperait la base de l'asque (fig. 8). Leur forme, par contre, diffère sensiblement de celle de l'*E. decipiens*; en effet, tandis que ces dernières sont hémisphériques

à base plane et saillante sur les bords, celles de l'*E. parasiticus* ont exactement la forme d'un fuseau sphérique, ou, pour m'exprimer plus botaniquement, d'un quartier d'orange (fig. 10). Il est assez difficile de se convaincre du fait, car l'arête de l'angle dièdre qui lui sert de base est ordinairement très hyaline, tandis que les autres arêtes sont très réfringentes. Le meilleur mode d'observation consiste à faire agir préalablement des déshydratants, tels que l'alcool absolu ou la glycérine, et des colorants en teinture diluée. Du reste le raisonnement basé sur le fait que les trois spores apicales se joignent sans laisser aucun interstice triangulaire entre elles (fig. 9), démontre que seules des spores ayant la forme ci-dessus décrite peuvent remplir cette condition. Elles mesurent 4-5 μ de long sur 2,5 μ de large. La mise en liberté des ascospores a lieu par la liquéfaction de la partie supérieure des parois de l'asque (fig. 8); souvent elles restent encore quelque temps agglutinées entre elles. Des ensemencements que j'entrepris avec ces ascospores ne réussirent pas non plus.

Il suit des faits que nous venons d'exposer qu'une réfutation expérimentale du parasitisme éventuel des *Endomyces* n'est pas encore faite; mais, si l'on considère tout ce que l'on connaît sur ce curieux genre de Champignons, l'hypothèse du parasitisme est actuellement la seule admissible. Si le parasitisme de l'*E. decipiens* était autrefois discutable, vu l'enlacement intime, la suture et la ressemblance de ses filaments avec ceux de son hôte, celui de l'*E. parasiticus* est pour ainsi dire démontré par son seul aspect. Il est intéressant de constater la présence d'un nouvelle forme d'*Endomyces* sur un Agaric très voisin en organisation de l'*Ag. melleus*. L'idée qui s'est présentée à mon esprit alors que je la découvris, savoir qu'elle n'est qu'une variété de l'*E. decipiens*, est réfutée par les différences morphologiques signalées plus haut. Il est probable que nos connaissances sur ce genre intéressant recevront avec le temps des compléments notoires, car la rareté du type permet de supposer que nous sommes encore loin de

connaître même l'esquisse de sa biologie (1). Sauf les cas mentionnés, je n'ai jamais rencontré le genre *Endomyces*, quoique j'aie étudié un très grand nombre d'Agarics au microscope et dans diverses localités; depuis M. de Bary, M. Reess et moi sommes les seuls qui, à ma connaissance, ayons observé ce genre; car, pour ce qui concerne les observations de M. Tulasne, il est évident qu'elles se rapportent à un *Hypomyces* et non à notre Champignon.

II

PEZIZA MYCETOPHILA (sp. nov.?).

(Pl. 2, fig. 13-18, pl. 3, fig. 1-6 et fig. 7-8.)

Le 19 août 1883 je trouvai, dans un bois des collines qui environnent Esslingen (en Wurtemberg), une grande quantité d'*Agaricus vellereus* (Fr.).

Quelques-uns d'entre eux étaient tout couverts d'une moisissure d'abord blanche, puis enfin d'un orangé clair assez vif. Cette moisissure m'étant inconnue, je l'examinai de plus près. Son port rappelait celui d'un *Polyactis;* elle formait des forêts minuscules, très denses en quelques endroits. Celles-ci n'étaient point localisées sur le Champignon attaqué, mais s'étendaient souvent à plus d'un décimètre sur la terre environnante. En examinant les feuillets de l'Agaric attaqué, je trouvai davantage encore : c'étaient des tubercules d'un orangé-carotte vif qui semblaient prendre naissance des feutres mêmes de la moisissure en question. Encouragé dans mes recherches, j'en découvris une grande quantité au pied des exemplaires attaqués et dans leurs environs, à la surface du sol ou même

(1) Ayant remarqué que les excréments des Podurelles qui dévorèrent l'Agaric récolté, contenaient des spores d'*Endomyces* intactes en apparence, je cultivai ces déjections dans l'espoir d'obtenir la germination de ces spores, mais je n'obtins aucun résultat.

enfouis dans la terre jusqu'à 6 et même 8 centimètres de profondeur.

Je fis ample provision de l'une et l'autre forme dans l'intention de les étudier plus à fond, et maintenant, ayant mis ce projet à exécution, je consigne dans ces lignes le fruit d'un an d'observations. Malgré les soins que j'ai apportés à cette étude, j'ai le regret de ne pouvoir en donner le complet achèvement, car en dépit des diverses conditions auxquelles j'ai soumis ces Champignons, je n'ai pu parvenir à faire mûrir la forme ascifère. Je ne puis, par conséquent, pas être certain que cette dernière forme n'ait pas été déjà publiée quelque part sous un autre nom ; je prie donc de considérer le nom que je lui donne comme provisoire.

Caractères du parasite. — Les résultats obtenus jusqu'à présent démontrent que le Champignon en question est pléomorphe, et qu'ainsi que plusieurs autres Ascomycètes il a deux formes de fructification et un sclérote. Nous étudierons ces différentes formes suivant leur ordre d'apparition dans le cycle biologique du Champignon.

1° *Forme gonidienne.* — Elle est probablement identique avec l'*Aspergillus lanœus* Lk. Wallroth (1), qui le décrit plus soigneusement, le diagnose comme suit : « *Aspergillus lanœus* Lk., hyphis ramosis implexis, expansis, sublanatis dein versus apicum globosum, luteolis ibique sporidis lutescentibus suffusis. Ad fungos putridos rarius. » — Chevallier (2), par contre, décrit sous le même nom probablement une autre forme, car il cite une figure de Bulliard qui ne ressemble en rien à notre Champignon. Celui qui, sans contredit, a le mieux observé et décrit cette moisissure est Secretan (3). Voici la description qu'il en donne : « On voit à l'œil nu, sur certains Agarics, une forêt de globules blancs, puis jaune d'ocre mat, portés sur de longs pédicules. Au microscope, on

(1) *Flora cryptogamica Germaniæ*. Norimbergiæ, 1833, p. 297.
(2) *Flore des environs de Paris*, I, p. 64.
(3) *Mycographie suisse*, t. III,-p. 547.

s'assure que la première enfance est une petite tête globuleuse très blanche, où l'on distingue déjà des ramifications non développées et comprimées. Cette tête montre ensuite des rameaux courts, très nombreux et multifides, chargés de sporidies. Ce petit faisceau, qui conserve sa forme sphérique, est porté sur un pédicule long, simple, blanc et transparent. Dans la vieillesse, les rameaux de cette tête sont plus divariqués, le pédicule paraît se raccourcir ou s'affaisser, car on voit dans cette forêt à la fois de petites têtes blanches occupant la surface, et les jaunes inférieurs et comme sessiles. Ceci a crû sur l'Agaric poivré (*Ag. piperatus*) gardé à la maison. »

Cette description est entièrement applicable, dans ses points principaux, à notre Champignon. Il est probable qu'elle a été faite sur une culture peu vigoureuse et crue à l'humidité. Secretan avait des doutes sur la synonymie de son Champignon; car, bien qu'il nomme onze ouvrages où il doit avoir été décrit, il lui donne cependant un autre nom : *Monilia albolutea* (1).

L'excellente description de Secretan me dispense de m'étendre davantage sur l'aspect que présente cette moisissure. J'ajouterai seulement que les gonidiophores peuvent atteindre 5-7 millimètres de haut, et qu'ils prennent, ainsi que je l'ai dit plus haut, une belle couleur ocre-orangé vif. Le *Lactarius piperatus*, sur lequel l'a trouvé Secretan, est très

(1) Les diagnoses des anciens ouvrages systématiques sont généralement si brèves et partant généralement si vagues, qu'ordinairement on ne peut déterminer rigoureusement une forme donnée. Ceci ne veut du reste pas dire que celles des ouvrages modernes valent toujours mieux : ainsi M. Cornu (*Soc. bot. de France*, janv. 81) décrit un *Hypomyces tuberosus* Tul. qui, selon toute probabilité, est notre Champignon, car il croît également sur le *Lact. vellereus* et possède un sclérote identique à celui du nôtre. Cependant la description qu'il en donne est trop superficielle pour qu'on puisse certifier l'identité de ces deux plantes. Si, comme le veut M. Cornu, les gonidies de l'*Hypomyces tuberosus* Tul. « ont une forme analogue à celles de l'*H. luteo-virens* », c'est-à-dire sont fusiformes, il est évident que ce caractère constituerait une différence notable. Notons en passant que les descriptions de M. Tulasne et de M. Plowright (*Monogr. Grevillea*, XI, p. 3) ne donnent aucun nouveau renseignement sur cette espèce, que M. Cornu a semée avec succès sur divers *Cortinarius* et même sur un *Hydnum ferrugineum*.

proche parent du *L. vellereus*, avec lequel il a été souvent confondu et sur lequel nous l'avons trouvé. Il est cependant probable qu'elle attaque indifféremment les Agarics des divers groupes et peut-être même les Champignons charnus les plus divers. Cette assertion est fondée sur le fait qu'ayant semé les gonidies de cette forme sur les *Lactarius turbidus*, *volmeus*, *Psalliota arvensis* et *Polyporus squamosus* (*P. Juglandis* Bull.), elles germèrent et ne tardèrent pas à reproduire copieusement la forme gonidienne. Je fis même, dans le but de m'assurer si notre Champignon était un parasite facultatif ou non, des cultures sur porte-objet dans des milieux très divers, tels que gélatine, eau sucrée, décoction de Champignon, lait de *Lactarius*, émulsion de chocolat, etc. Les gonidies germèrent suivant le mode caractéristique qui leur est propre, mais ne prospérèrent pas et périrent bientôt. C'est sur du chocolat que les tubes germinatifs acquirent le plus de développement. Découragé par ces essais, je ne les repris que cet automne (1884) et ensemençai un petit pain sucré, et une entaille pratiquée dans une pomme de terre crue, avec les gonidies du *Monilia albo-lutea*. J'obtins cette fois, au bout de quatre jours, de belles forêts de notre Champignon sur ce petit pain, tandis qu'il n'attaqua pas la pomme de terre, probablement parce que celle-ci avait déjà formé une couche de liège sous la partie lésée avant que les gonidies eussent germé. Ayant remarqué que la culture réussie semblait se moins bien porter, je la fis sortir du vase clos à fond en gypse où elle était renfermée, et l'exposai dans une serre froide où elle continue à bien prospérer.

J'eus même le plaisir de voir se former des sclérotes sur le petit pain infesté. Il est remarquable que le *Monilia albo-lutea* ne soit nullement gêné par les autres moisissures, telles que *Mucor*, *Penicillum*, etc., qui apparaissent sur le même substratum que lui; même le *Rhizopus nigricans* ne peut lutter avec lui lorsque la température n'est pas trop élevée. Au contraire, il m'a semblé qu'il prospérait le mieux dans les endroits où ceux-ci étaient le plus touffus. Ceci pourrait faire supposer

qu'ici aussi notre Champignon était parasite et non saprophyte; je n'ai cependant découvert aucune relation entre les filaments de ces différents Champignons ni aucun tube mycélien qui puisse être envisagé comme un suçoir; tout au plus trouve-t-on dans la chair des Agarics attaqués des filaments du parasite recourbés autour de ceux du tissu nourricier (fig. 13, pl. 2).

Gonidies. — Les gonidies du *Monilia albo-lutea* sont ovoïdes, à membrane hyaline, lisse, sans pore aucun; leur extrémité inférieure est pourvue d'un petit rebord en forme de manchette (fig. 17). Si elles ont été produites intercalairement, elles en ont aussi un pareil à l'autre extrémité (fig. 14, *a*). Leur plasma est finement granuleux, ordinairement un peu écumeux dans un stade plus avancé et avant la germination. Elles sont dépourvues de noyaux et deviennent huileuses si elles restent quelque temps exposées à la sécheresse. Elles ont en moyenne 15 μ de long et 12 μ de large. Vues en masse, leur couleur varie du jaunâtre à l'orangé; leur coloration augmente avec la sécheresse de l'atmosphère ambiante. Lorsqu'elles sont en masse et exposées à l'air, elles ont tout à fait l'aspect du pollen du *Lilium croceum*. Semées dans un milieu convenable, elles germent latéralement. Leur tube germinatif est souvent légèrement dilaté à son extrémité et perfore l'exospore dans un endroit indéterminé, mais cependant toujours latéralement (fig. 14). Il se cloisonne de bonne heure et ne se ramifie d'abord que peu. Ténus dans leur jeunesse, environ comme ceux d'un *Penicillum glaucum*, ils acquièrent promptement des dimensions relativement considérables; ils mesurent en moyenne 6-12 μ d'épaisseur lorsqu'ils sont entièrement développés. Ce qui caractérise surtout ce Champignon, c'est l'aspect mousseux de son plasma; tous ses filaments sont remplis de vacuoles sphériques à l'origine, mais qui deviennent polyédriques en se pressant les unes contre les autres à mesure qu'elles grandissent; elles ne sont séparées alors que par de minces cloisons de protoplasme. Cette disposition est parti-

culièrement saillante dans les gonidiophores. Si l'on traite ces filaments par l'ammoniaque ou des acides dilués, ces vacuoles disparaissent instantanément et le protoplasme acquiert une structure granuleuse homogène. Si on les traite au contraire par une dissolution alcoolique diluée d'hématoxyline, on remarque de nombreux granules dans leur intérieur qui absorbent davantage la matière colorante. Ici aussi il ne me paraît pas qu'on ait affaire à des noyaux, quoiqu'on les trouve le plus souvent géminés (fig. 13), car l'examen attentif en découvre de beaucoup plus petits et en grand nombre, qui sont de dimensions très variables et aussi colorés. Il semble probable que ce sont des dépôts transitoires de substances nutritives, ou peut-être même une sécrétion.

M. Kihlman, dans son beau travail sur le *Pyronema*, fait aussi mention de corpuscules semblables (1).

En vieillissant, les filaments mycéliens du *Monilia albo-lutea* deviennent hyalins. Ils grossissent, sauf autour des cloisons, ce qui donne un aspect fragmenté à tout le mycélium. Cette particularité est commune, comme on le sait, à beaucoup d'Ascomycètes et surtout de Pyrénomycètes.

Gonidiophores. — Ils sont dressés, hydrotropes, et se distinguent en outre des filaments du mycélium par leur diamètre, qui est généralement beaucoup plus considérable (en moyenne 20-30 μ). Le gonidiophore n'est généralement pas séparé du filament mycélien qui le porte par une cloison (fig. 17).

Les cloisons sont, au reste, très variables quant à leur nombre et à la hauteur du gonidiophore à laquelle elles se forment. Les jeunes gonidiophores sont dilatés à leur sommet, puis brusquement rétrécis en cône régulier à leur pointe (fig. 15, *a*). Les branches naissent au sommet ou sur les côtés de ce cône, soit par un mode de bifurcation répété plus ou moins régulièrement (fig. 15, *b*), soit par le développement d'excroissances à sa surface. Le gonidiophore, dans un état

(1) Kihlman, *Zur Entwickelungsgeschichte der Ascomyceten*, p. 34 (*Acta Soc. Scient. Fenn.*, t. XIII).

de demi-maturité, présente l'aspect d'un bois de cerf (fig. 15, *c*, fig. 16). Plus tard, ces ramifications donnent naissance à des systèmes de rameaux dichotomiques et disposés en croix, sur lesquels les gonidies se produisent apicalement ou intercalairement, ainsi que nous l'avons déjà vu. Les gonidies intercalaires sont généralement moins âgées que les autres; elles sont aussi les dernières à mûrir. — Les cloisons que l'on observe dans les branches du gonidiophore n'ont pas non plus de position bien déterminée; cependant on remarque que la première cloison de chaque branche n'apparaît point à l'endroit où celle-ci se détache du gonidiophore, mais à quelque distance au-dessus de sa base. Avec l'âge, les spores, les rameaux, et enfin les branches tombent. Comme ces dernières se détachent au niveau de leur première cloison, le gonidiophore présente alors l'aspect d'un arbre dont on aurait scié les branches à quelque distance du tronc (fig. 18, *a* et *b*).

2° *Sclérote* — Cette forme apparaît toujours dans les feutres du ***Monilia albo-lutea***, lorsque ce dernier, après avoir végété vigoureusement, commence à ne plus produire aussi abondamment des gonidiophores. L'aspect du Champignon à ce moment est franchement orangé, les jeunes capitules blancs manquent complètement.

Secretan est de nouveau le seul, à notre connaissance, qui ait observé cette forme. Il le nomme *Sclerotium fungorum* Tode, et le décrit comme suit, avec sa minutie habituelle (1) :

« J'ai trouvé dans les feuillets de l'Agaric poivré (*Ag. piperatus*), en état de corruption, un Champignon arrondi, rétréci à la base, de couleur jaune d'ocre foncé, uni. Diamètre 1-2 lin. (environ 6 mm.). La substance ferme presque dure. Il était uni par le pied à un individu plus petit. L'intérieur offrait une chair rouge orangé assez consistante. A la dessiccation, il s'est ridé et a pris des teintes rougeâtres sur les parties proéminentes. En juillet. »

Cette description convient exactement à notre sclérote,

(1) Secretan, *Mycographie suisse*, t. III, p. 658.

seulement ce n'est point le *Sclerotium fungorum* de Tode (1), d'Albertini et Schweinitz (2), Persoon (3) et Fries (4), à qui Secretan le rapporte, car tous ces auteurs sont d'accord pour donner à leur Champignon une chair blanche et non rouge orange (5).

Je ne m'étendrai pas davantage sur une synonymie aussi incertaine (6), mais je remarquerai que Secretan a trouvé ce sclérote et son *Monilia albo-lutea* sur l'*Agaricus piperatus;* il n'est même pas impossible qu'il ait recueilli les originaux des deux descriptions que j'ai reproduites sur les mêmes exemplaires de cette espèce d'Agaric.

La grosseur et la forme de ce sclérote varie beaucoup. On en trouve de la taille d'une tête d'épingle et d'autres qui ont la grosseur de petits haricots (pl. 3, fig. 1). Leur forme dépend, du moins en grande partie, de la conformation du milieu où ils se développent. C'est ainsi que ceux qu'on trouve entre les feuillets des Agarics ont fréquemment une forme

(1) *Meckl.*, I, p. 3, tab. 1, fig. 5, *e*.
(2) *Conspectus fungor.*, p. 73.
(3) *Synopsis fungor.*, I, p. 120.
(4) *Systema mycologicum*, II, p. 252.
(5) Voy., au reste, encore Wünsche (trad. Lanessan, Paris, 1883), p. 58.
(6) Il règne beaucoup de confusion dans la bibliographie relative à ces Agarics. Tode (*loc. cit.*) dessine un *Ag. cirrhatus* sur un *Sclerotium fungorum*. Alb. et Schw. (*loc. cit.*) rapportent ce *Sclérote* à l'*Ag. tuberosus*. Fries (*loc. cit.*), par contre, dit que cet *Ag.* est parasite sur les *Sclerot. muscorum*, *fungorum* et *cornutum*. Il ne renouvelle cependant pas cette assertion dans ses *Hymenom. Europæi*. Léveillé (*Ann. sc. nat.*, t. XX) est d'accord avec Alb. et Schw. pour le *Scl. fungor.*, mais décrit longuement le développement de l'*Ag. parasiticus* Bull. (*Nyctalis*) du *Scl. cornutum!* M. Cornu, dans une note insérée dans le *Bull. de la Soc. bot. de France* (1877), est de nouveau en contradiction inconsciente avec cet auteur et réunit le *Sclerot. cornutum* à l'*Ag. tuberosus;* il décrit ensuite, d'après des observations macroscopiques, le développement de l'*Ag. cirrhatus* d'un *Sclérote* indéterminé qui est le vrai *Sc. fungorum*. Cooke (*Grevillea*, tab. 82, fig. 3) avait aussi donné, avant ce dernier auteur, une figure de l'*Ag. cirrhatus* sortant du *Sclerot. fungorum* qu'il ne nommait pas. Enfin, dernièrement, M. de Bary (*Pilze*, 1884, p. 44) rapporte le *Sclerot. cornutum* à l'*Ag. tuberosus* et nomme *Ag. cirrhatus* l'*Ag.* qui se développe sur le *Sclerot. fungorum*. Il serait bon de s'en tenir à ces dernières dénominations, qui sont parfaitement conformes à la vérité.

allongée (fig. 1, *a* et *b*), tandis que ceux nés à la surface du sol ou dans le stipe vidé des Agarics sont plus généralement arrondis (même fig., *c*, *d*, *e*). On les trouve ordinairement dans les endroits humides et peu exposés à la lumière, le plus souvent sur la partie du Champignon attaqué, tournée vers la terre. Le premier indice de la formation d'un sclérote est la production plus abondante de filaments mycéliens en ce point. Cet enchevêtrement de filaments est d'abord blanchâtre à cause de l'air qu'il contient; peu à peu, à mesure que les filaments s'enlacent plus étroitement, l'air en est chassé, et le sclérote, qui finit par former un corps de structure pseudoparenchymatique, prend une couleur orange-rouge vif. La surface du sclérote est marquée de dépressions plus foncées, ainsi que cela a lieu chez beaucoup d'autres jeunes sclérotes. Partout où j'ai bien observé ces taches corticales, j'ai remarqué qu'elles désignaient les endroits où les gouttes d'eau qui recouvrent le sclérote en formation ont été sécrétées. La coloration du sclérote est due à une substance insoluble dans l'eau, mais soluble dans l'alcool et l'éther, en leur communiquant une belle couleur jaune. Elle se dépose en abondance à la surface des filaments lors de la formation du sclérote, et il n'est pas rare d'observer des concrétions de cette substance dans son intérieur (fig. 3). Dans les sclérotes mûrs, on la trouve par conséquent déposée entre les cellules (fig. 3). Je ne sais si la coloration des gonidies et du gonidiophore est due à une incrustation de cette substance, ou si elle est dissoute, ou peut-être même suspendue à l'état de granules dans le protoplasme; malgré mes recherches sur ce point, je n'ai pu l'élucider.

Une coupe à travers le sclérote mûr présente un tissu pseudo-parenchymateux, composé d'éléments assez grossiers, rappelant celui du sclérote du *Coprinus stercoreus*, ou mieux encore, celui du *Rhizoctonia muscorum*. La ressemblance avec ce dernier est surtout digne de mention, car, ainsi que nous allons le voir, notre sclérote est celui d'un Ascomycète et M. de Bary, dans son nouvel ouvrage sur les Champignons (1),

(1) *Pilze*, 1884, p. 143.

émet l'opinion que le *Rhizoctonia muscorum* appartient très probablement à un Agaric.

Or ces deux sclérotes sont entièrement semblables quant à leur couleur, consistance, etc., et ne se distinguent que par les trois points suivants : 1° le *Sclerotium fungor.* Secret. a une écorce, peu distincte il est vrai, mais cependant manifeste; le *Rhizoctonia muscorum* en est totalement dépourvu; 2° notre *Sclerot. fungorum* a des pores au milieu des parois de ses cellules; le *Rhizoctonia muscorum* n'en possède pas; 3° le *Rhizoctonia muscorum* est en moyenne environ la moitié plus petit que le nôtre. Il est donc permis de penser, contrairement à l'idée de cet éminent mycologue, que le *Rhizoctonia muscorum* appartient plutôt à un Ascomycète voisin de celui que ces lignes vont faire connaître.

Je viens d'indiquer en résumé les caractères saillants de l'anatomie du *Sclerot. fungorum* Secretan et n'ajouterai ici que quelques mots complémentaires. Les cellules de ce sclérote sont, à l'origine, remplies de plasma finement granuleux et opaque. Ce sont, ou bien des nouvelles cellules constituant des filaments assez fins, ou bien, — et c'est un des points caractéristiques de la formation du sclérote, — ce sont des gonidiophores qui se renflent à leur base, et se gorgent de plasma en cet endroit. Ils cessent alors de croître en longueur et ne produisent pas de capitules sporifères (fig. 2, *a*). Même des gonidies tombées par hasard dans la pelote primaire de filaments se trouvent incorporées dans le sclérote et peuvent, suivant toutes probabilités, contribuer à sa formation. On ne rencontre cependant jamais des corps étrangers dans son intérieur, ainsi que M. de Bary l'a fait remarquer pour d'autres sclérotes.

Le plasma des cellules du sclérote mûr a un aspect très caractéristique : il est divisé en une quantité de globules sphériques assez gros. Au premier instant, on croirait voir des spores (fig. 5), mais une goutte d'ammoniaque ou d'acide dilué suffit pour faire entièrement disparaître ces conglomérations. Nous avons ici un phénomène inverse de celui que

nous avions remarqué dans les autres filaments. Là, c'étaient les vacuoles qui étaient séparées par le plasma, ici, ce sont des globules de plasma granuleux plongées dans une vacuole, ou du moins dans du plasma hyalin. Cette structure est susceptible d'être fixée par l'alcool absolu; elle est rendue encore plus manifeste par une coloration à l'éosine. La teinture alcoolique d'iode produit une teinte brun acajou assez intense, ce qui, d'après les belles recherches de M. Errera (1), indiquerait la présence de glycogène dans ce tissu. Les pores dont nous avons parlé, deviennent de plus en plus visibles à mesure que le sclérote vieillit. Ils présentent tout à fait l'aspect de ceux des trachéides des Conifères, seulement leur aspect est moins net. Une coupe transversale médiane (fig. 4) montre cependant une structure beaucoup plus simple, l'intérieur de la cavité du pore étant dépourvue de cloison et simplement remplie de matières mucilagineuses et colorantes. Les parois de ces pores étant très réfringentes, il ne m'a pas été possible de me convaincre de l'existence d'une communication éventuelle de protoplasme par leur moyen entre les deux cellules adjacentes. Une autre différence entre ces pores et ceux des Abiétinées par exemple, est qu'ils se forment isolément au milieu de toutes les parois de chaque cellule, tandis que ceux de ces Conifères sont limités, comme on le sait, en grand nombre, aux parois radiales de la trachéide. L'écorce de ce sclérote, qui doit nous occuper ici un instant, est si peu marquée qu'on ne la distingue que par sa couleur plus foncée et l'épaisseur plus considérable des parois de ses cellules (fig. 6). Ces dernières sont aussi en moyenne un peu plus petites. Cette écorce ne se trouve pas à la périphérie du sclérote, du moins dans la jeunesse, mais un peu au-dessous. Elle est recouverte dans le jeune Champignon par une fine enveloppe blanchâtre, composée des filaments desséchés qui donnent au sclérote cet aspect ocracé dont parle Secretan (fig. 6).

Au mois de septembre passé, je fis quatre portions des sclé-

(1) *L'épiplasme des Ascomycetes et le glycogène des végétaux.* Bruxelles, 1882.

rotes récoltés. La première fut conservée dans du sable sec, la deuxième plantée dans du bon terreau et exposée à toutes les intempéries du dehors; je fis de même de la troisième que je plantai dans de l'argile; la quatrième enfin fut semée sous cloche sur du fumier de vache frais. De toutes ces cultures, il n'y eut que les numéros 2 et 3 qui réussirent. Les sclérotes de la première culture furent semés dans de bon terreau en juillet de l'année suivante : tous pourrirent. Ce sclérote ne peut donc pas supporter la dessiccation comme le font par exemple le *Sclerot. Clavus*, le sclérote du *Peziza sclerotiorum*, celui du *P. tuberosa*, etc., et je serais disposé à admettre que ce fait peut s'étendre à tous les sclérotes qui n'ont pas d'écorce bien formée. Le *Sclerotium muscorum* par exemple, qui, comme nous l'avons déjà remarqué, n'a pas d'écorce, ne supporte pas non plus la dessiccation; du moins je l'ai toujours vu pourrir quand il était semé vieux, même de quelques semaines. Frais, il poussait des filaments mycéliens jaune orangé, qui ne m'ont du reste jamais montré aucune fructification.

Les sclérotes des cultures 2 et 3 ne recommencèrent à végéter qu'au mois de septembre de l'année suivante. Le sable humide dans lequel je les transportai, pour les soustraire aux divers insectes (*Podurelles*) qui en sont très friands, se couvrit alors d'un tapis de *Monilia albo-lutea*. Ce dernier, après avoir végété vigoureusement environ deux semaines, commença à dépérir faute de nourriture. Ayant fait de nombreuses cultures avec ses gonidies, je l'abandonnai à son sort, et lorsqu'il fut desséché j'examinai les sclérotes épuisés. Ils avaient conservé leur structure jusque dans ses moindres détails, mais leurs cellules étaient vides, leur tissu très friable et d'un rouge foncé.

3° *Peziza*. — Un seul sclérote de tous ceux que je récoltai produisit, environ une semaine après, dans la culture 2, la forme ascifère, mais qui, à mon grand regret, ne parvint pas entièrement à maturité. Le sclérote en question était enfoui dans la terre sauf à une seule de ses extrémités. Cette dernière prit une couleur d'abord pâle, puis rouge vermillon,

et bientôt il se forma à cet endroit un petit appendice concolore, qui produisit une dizaine de bourgeons latéraux plus foncés. Les plus gros mesuraient environ 1 millimètre de largeur et de hauteur. Malgré leur petitesse, je réussis à en obtenir de bonnes coupes médianes (fig. 7). L'examen microscopique, confirmant mes prévisions, me montra que ce Champignon était un Discomycète. Le corps de la jeune cupule est d'abord sphérique, puis ovoïde, enfin cylindrique, court, sessile sur le coussin du filament qui lui a donné naissance, et déprimé au sommet. La texture de sa chair est exactement comme celle du sclérote; la disposition des éléments est seule différente. En effet, nous remarquons (fig. 7) qu'à la base du primordium se trouvent de grosses cellules, tandis que vers le haut et la périphérie s'en trouvent de beaucoup plus petites. Celles de la périphérie, qui sont plus colorées, sont manifestement disposées suivant le sens radial. La présence de ces grosses cellules basilaires rend probable l'existence d'un archicarpe. Je n'ai cependant pas pu me convaincre de son existence dans les tout jeunes états de la plante, même en les traitant par la potasse et diverses solutions colorantes; la pénurie de matériaux dans laquelle j'étais, m'empêcha de répéter ces expériences.

Le mode de formation de ce Discomycète est aussi tout autre que celui qui est connu pour les *Peziza Fuckeliana* et *sclerotiorum* (*Sclerotinia auct. nov.*). En effet, tandis que les primordia de ces dernières espèces se forment à l'intérieur de leur sclérote, notre Ascomycète se développe entièrement sur une couche de filaments épicorticale. Cette couche n'est en vérité que le produit de la prolification de l'enveloppe périphérique du sclérote déjà mentionnée plus haut (fig. 7). C'est d'elle aussi que partent les filaments mycéliens qui reproduisent les gonidiophores. L'intérieur du sclérote en question ne présentait rien de particulier; tout au plus les cellules corticales de l'extrémité sur laquelle se sont développées les cupules étaient-elles un peu décolorées.

Dans les jeunes *Peziza mycetophila*, l'hyménium est com-

posé de trois sortes de filaments en palissade. Les uns sont septés et filiformes, hyalins; ils pénètrent inarticulés, jusqu'à une profondeur relativement grande dans le tissu subhyménial. Ils sont peu nombreux. Les autres, les paraphyses, sont insérés comme à l'ordinaire. Je possédais trop peu de matériaux pour m'assurer si les filaments qui les portent ne produisent pas aussi des asques, ainsi qu'il m'a semblé par l'inspection de mes préparations. On sait que chez les *Peziza* précédemment nommés, ces deux catégories de branches, les asques et les paraphyses, sont portées par des systèmes de filaments différents. Les asques enfin sont très peu nombreux et peu développés. Ils sont, ainsi que les paraphyses, remplis de protoplasma; mais, tandis que ces dernières sont plus fluettes et pourvues de vacuoles (fig. 8), les asques n'en ont point et sont, comme à l'ordinaire, de taille supérieure. Dans un de ces derniers (fig. 8, à gauche), on croit reconnaître une fragmentation du protoplasme en parties allongées fusiformes (les jeunes spores?). Aucun asque des individus observés n'avait malheureusement des spores mûres ou même bien formées.

J'espère que les cultures des sclérotes de ce Champignon, que je continue encore, me permettront plus tard d'en donner l'entier développement.

III

Hypomyces leotiarum (sp. nov.).

(Pl. 3, fig. 9-12.)

Ce Champignon, qui attaque le *Leotia lubrica*, a passé jusqu'ici inaperçu. Il est cependant presque certain que plusieurs mycologues, entre autres Persoon, l'ont eu sous les yeux. En effet, cet auteur dessine dans sa *Mycologia europœa* (pl. IX, fig. 4 et 5) des *Leotia lubrica* verts, qui doivent cette coloration à l'*Hypomyces* que ces lignes vont faire connaître. Je serais même fort tenté de croire que le *Leotia atrovirens* du

même auteur, iconographié sur la même planche et trouvé par Mougeot dans les lieux humides des forêts vosgiennes, n'est qu'un *Leotia lubrica* plus fortement attaqué par le parasite en question. La diagnose qu'il en donne (1) et le manque presque total d'observation microscopique postérieure, autorisent du moins l'émission de cette hypothèse (2). Fries (3) ne parle de cette dernière espèce que d'après ce qu'avait publié Persoon. Secretan, qui, comme Persoon, cherchait surtout à distinguer les formes, accepta les prétendues espèces de ce dernier auteur. Ici aussi je citerai Secretan textuellement; ses descriptions sont des peintures, grâce à leur minutie (4).

Leotia lubrica. — Chapeau jaune de cire; plus tard il devient vert et à la fin vert noirâtre; sa forme est presque sphérique, plus ou moins bosselée, il est luisant et visqueux, d'une substance gélatineuse. Diamètre, 7 lignes. Péd. concolore; lorsqu'il vient à se corrompre, il se couvre de chinures d'un beau vert, qui tranchent agréablement sur le fond jaune. Il est cylindrique, long de 1/4 de pouce, épais de 2 lignes. Cette Léotie croît en août et septembre, sous les chênes et les hêtres (Sauvabelin) (5).

Leotia atrovirens Pers. — Toute la plante est d'un vert-de-gris noirâtre, d'une teinte un peu plus claire au pédicule. Elle est de substance humide, gélatineuse. Le chapeau est d'abord convexe, bosselé, ridé, les bords repliés, incisés, lobés; à la fin les côtés s'affaissant de part et d'autre, la forme devient conique, le sommet aplati. Diamètre, 2-3 lignes. Le pédicelle se couvre de petites pustules luisantes; il est comprimé, cannelé,

(1) Pers., *Myc. Eur.*, p. 202.

(2) Quélet (*Champ. du Jura et des Vosges*, part. II, p. 279) est le seul qui ait, à notre connaissance, examiné cette espèce au microscope; il se borne à dire « spore fusiforme, un peu courbée (0,02) ». Les spores du *Leotia lubrica* ont, comme l'on sait, 18 μ de long, en moyenne, et 6 μ de large.

(3) *Syst. myc.*, II, p. 30.

(4) *Mycographie suisse*, vol. III, p. 278.

(5) Nom de la forêt située au-dessus de Lausanne.

renflé dans le bas. Etant faible et flasque, cela rend la plante tremblotante; son épaisseur est de 1 à 2 lignes au plus. La hauteur totale est de 9 à 10 lignes. L'odeur, un peu pénétrante. Cette espèce rare croît en touffes serrées sur la terre, sous les hêtres; en septembre. »

Tout le monde conviendra que ces descriptions, qui sont excellentes, paraissent décrire des plantes malades, et les progrès successifs d'une maladie verte y sont admirablement bien marqués. C'est surtout chez le *L. atrovirens* que l'on s'aperçoit de l'état maladif de la plante. Peut-être que je me trompe; mais il ne reste pas moins vrai que, suivant toutes les apparences, — et j'y suis forcément réduit, — l'hypothèse que j'ai émise est conforme aux faits. Si j'émets des doutes sur l'existence des Léoties vertes, c'est que je n'en ai jamais rencontré de saines qui ne fussent jaunes, même dans leur décrépitude, quoique, dans plusieurs localités de la Suisse et de l'Allemagne que j'ai visitées, elles aient été fort communes. Toutes celles, par contre, qui présentaient des teintes vertes, les devaient à la présence de cet *Hypomyces*. A vrai dire, je n'ai trouvé de telles Léoties que dans un seul endroit, mais en grande abondance, dans une forêt de Hêtres très humide des gorges de l'Avançon (Alpes vaudoises).

Cooke, dans son *Icones fungorum* (I, pl. 44), ne mentionne pas le *L. atrovirens* de Persoon, mais dit, à propos du *L. lubrica*, « *pileo flavo-viridi* », ce qui pourrait faire supposer que cette plante pourrait avoir normalement des teintes verdâtres, comme cela a lieu, par exemple, chez le *Vibrissea truncorum*, ce curieux Champignon aquatique, proche parent du *Leotia*. Ici, la teinte du pédicule, qui est vert noirâtre sous le microscope, est bien due à une coloration des propres cellules du Champignon.

La présence du parasite n'est trahie en aucune manière, si l'on excepte la teinte verte dont nous venons de parler. Il végète entièrement plongé dans la couche gélatineuse qui a valu la dénomination de *lubrica* à son hôte. Je le trouvai surtout fréquent à la base du stipe des *Leotia*, souvent cependant

développé de manière à les rendre entièrement vertes; elles sont alors ordinairement un peu difformes, et c'est à cet état, ou même à un état plus avancé, que j'appliquerais volontiers le nom de *Leotia atrovirens* Pers. — Ce Champignon ne semble cependant pas être un parasite bien dangereux pour l'espèce attaquée, car tous les *Leotia* verts que j'examinai avaient un hyménium et des spores normales. Peut-être, ce dont je ne me suis pas assuré, leur faculté germinative avait-elle été altérée. Le thalle du parasite se compose de filaments fort grêles, souvent bifurqués et abondamment cloisonnés. Le plasma qu'ils renferment est finement granuleux et d'une belle couleur verte. La matière colorante est extrahible par l'alcool absolu, auquel elle communique une couleur jaune verdâtre. La teinte qu'elle communique au Champignon vivant est par contre d'un vert bleu, comme le vert de méthyle. Il est rare de trouver une teinte de vert aussi intense chez les Champignons; les exemples ne sont pas nombreux; tels sont, par exemple, la *Russula virescens*, certains exemplaires de l'*Hygrophorus psittacinus* et le *Leptonia incanus*, sans parler de l'*A.* (*Hypholoma*) *æruginescens* et d'autres encore, dont la couleur est plus bleue que verte. Parmi les Ascomycètes, cette coloration n'est pas non plus commune; quelques Sphériacées, telles que l'*Hypomyces viridis* Alb. et Schw., et quelques Discomycètes nous en fournissent des exemples. Les gonidies de l'*Hypomyces Leotiarum* se produisent comme chez les autres espèces. Elles sont de taille assez variable, mais cependant toujours monocellulaires. Elles ressemblent un peu à celles de l'*H. viridis* Alb. et Schw. (*luteo-virens* Plowr. *Grevillea*, IX, p. 46), en ce qu'elles sont aussi fusiformes (fig. 11 et 12). Leur longueur moyenne est environ de 9-12 μ. La membrane de la gonidie demeure toujours lisse et n'est que très faiblement colorée. Le plasma est finement granuleux et dépourvu de vacuoles. Les chlamydospores, qui distinguent surtout cette espèce de l'*H. luteo-virens* Plowr. (1), sont sphériques, lisses et pourvues, comme en général, de deux membranes (fig. 9 et 10).

(1) Tulasne, *Selecta fungor. carpal.*, III, tab. VIII, fig. 15.

Elles sont très colorées; vues en masse, elles sont vert-bouteille foncé. La jeune chlamydospore est piriforme, bondée de plasma et pourvue d'une membrane mince et unique (fig. 8 et 11). La membrane intérieure, qui paraît plus tard, apparaît lorsque celle qui la renferme a commencé à s'épaissir. On remarque alors que le plasma de la périphérie de la jeune chlamydospore devient de plus en plus dense; enfin, on aperçoit distinctement la jeune membrane, qui se forme peu à peu de la périphérie vers le centre. En même temps, les granules du protoplasma disparaissent petit à petit; il ne reste enfin dans l'intérieur de la chlamydospore que du hyaloplasma et quelques gouttelettes huileuses. La membrane interne acquiert une épaisseur considérable : environ le tiers du rayon de la chlamydospore (fig. 9 et 10). Cette dernière mesure environ 18-20 μ de diamètre. Elle est très réfringente et manifestement stratifiée. La membrane extérieure reste lisse, mais s'épaissit aussi passablement à partir du point où elle se dilate en boule. De ce point, elle s'amincit en forme de pédicule jusqu'au filament qui lui a donné naissance. Elle en est généralement séparée à sa maturité par une cloison (fig. 9). — La fixité de la matière colorante qui teint ces spores est remarquable : une préparation que j'en fis il y a trois ans et que je conserve dans de la gélatine glycérinée, possède encore toute la fraîcheur primitive de son coloris.

Je n'ai malheureusement pas trouvé les périthèces de cette espèce, ni sur les *Leotia*, ni dans les environs des endroits où je les recueillis, et diverses circonstances m'ont empêché de contrôler les cultures que je fis de cette espèce intéressante.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 2.

Endomyces parasiticus.

Fig. 1. Gerbe peu fournie de filaments asci- et gonidifères sortant de l'hyménium de l'*Agaricus rutilans*. Gross. 800 environ.

Fig. 2. Gonidiophore. $\frac{950}{1}$.

Fig. 3. Gonidie mûre peu avant sa chute. $\frac{950}{1}$.

Fig. 4. Gonidies. $\frac{1200}{1}$. Immers.

Fig. 5 et 5'. Filaments mycéliens du parasite, en partie isolés. Gross. 950.

Fig. 6. Sommet d'un rameau ascifère. $\frac{800}{1}$.

Fig. 7. Le même (6, *a* et *b*), représenté plus grossi et dessiné avec l'immersion. $\frac{1200}{1}$.

Fig. 8. Ascospores mûres dans l'asque. $\frac{800}{1}$.

Fig. 9. Mise en liberté des ascospores par la liquéfaction de la membrane. $\frac{800}{1}$.

Fig. 10. Ascospores isolées. $\frac{1800}{1}$.

Fig. 11. Asque jeune, d'après un échantillon fixé par l'alcool et teint à l'hématoxyline; dessiné à l'immersion. $\frac{950}{1}$.

Fig. 12. Extrémité d'un filament ascophore ramifié (*a*); *b*, ramuscule terminé par un asque.

Monilia albo-lutea.

Fig. 13. Filament mycélien du *Monilia albo-lutea*, isolé de la chair de l'*Agaricus vellereus*. $\frac{480}{1}$.

Fig. 14. Gonidies en germination. (*a* — *c*) $\frac{950}{1}$, (*d* et *e*) $\frac{480}{1}$.

Fig. 15 et 16. Sommet des gonidiophores et leur ramification. $\frac{480}{1}$.

Fig. 17. Gonidiophore (petit exemplaire). $\frac{480}{1}$.

Fig. 18. Sommets de gonidiophores âgés ayant perdu leurs branches. $\frac{480}{1}$.

Planche 3.

Peziza mycetophila.

Fig. 1. Sclérotes. (*a* et *b* se sont développés entre les feuillets de l'Agaric; *c*, *d* et *e*, par contre, dans l'intérieur du pédicule vidé). $\frac{1}{1}$.

Fig. 2. Formation du sclérote par enchevêtrement de filaments et renflement de certaines cellules (*a*). (Cette préparation n'est pas très caractéristique.) $\frac{480}{1}$.

Fig. 3. Cellules de l'écorce du sclérote. $\frac{1250}{1}$. (Immers.) (Ces cellules, qui se trouvaient au bord d'une coupe fine, n'avaient plus de plasma.)

Fig. 4. Section médiane d'un pore. $\frac{1250}{1}$.

Fig. 5. Cellule du sclérote. Son protoplasme, fixé par l'alcool absolu, montre une structure particulière. $\frac{950}{1}$.

Fig. 6. Coupe du sclérote dans sa partie périphérique, montrant l'écorce et la couche épicorticale. $\frac{480}{1}$.

Fig. 7. Coupe médiane d'une jeune cupule. $\frac{120}{1}$.

Fig. 8. Quelques paraphyses et un asque de la figure 7. $\frac{1250}{1}$. Immers.

Leotia lubrica.

Fig. 9 et 10. Chlamydospores à divers états de développement. $\frac{950}{1}$.

Fig. 11. Branche de gonidiophore. $\frac{950}{1}$.

Fig. 12. Gonidies. $\frac{1250}{1}$.

ORGANISATION DORSIVENTRALE

DANS

LES RACINES DES ORCHIDÉES [1]

PAR

M. Édouard de JANCZEWSKI

De tous les organes végétatifs qui constituent les plantes supérieures, la racine est certainement le plus constant dans sa forme, son aspect, sa structure et sa fonction physiologique. En dehors de sa destination habituelle, elle sert quelquefois d'appareil natatoire, se transforme en vrilles ou en épines, et qui plus est, elle peut former de la chlorophylle et aider ou même totalement remplacer les feuilles dans leur fonction assimilatrice.

Les plantes dont la racine adopte à un certain degré le rôle des feuilles, appartiennent tantôt aux Dicotylédones, tantôt aux Monocotylédones; ce sont les plantes aquatiques et surtout les épiphytes qui sont sujettes à cette déviation du rôle normal des racines. Dans certaines Podostémacées (2), la racine se trouve si bien transformée qu'elle ressemble plutôt à une Algue qu'à une racine normale ; ce changement de forme et de fonction amène aussi un changement de structure et donne à la racine une organisation dorsiventrale, aussi bien dans l'écorce que dans le cylindre central. Dans les Orchidées épiphytes, la fonction assimilatrice n'occasionne jamais de si graves anomalies dans l'aspect et la structure des racines aériennes, bien que celles-ci deviennent quelquefois les seuls

(1) *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Cracovie*, vol. XII, 1884.

(2) E. Warming, *La famille des Podostémacées* (*Mémoires de l'Académie de Copenhague*, 6[e] série. Classe des sciences, vol. II, n[os] 1 et 3, 1881, 1882).

organes destinés à la décomposition de l'acide carbonique (1).

La présence de la chlorophylle dans les racines aériennes des Orchidées épiphytes est un fait connu depuis de longues années; la structure de ces organes a été approfondie par des observateurs si éminents (2), qu'il semblerait très difficile d'ajouter quelque chose de sérieux à cet égard. Et cependant, il y a un point dans cette question qui n'a été touché par personne : c'est la différence qui existe ou pourrait exister entre la structure des racines aériennes et celle des souterraines, différence innée ou résultant des conditions extérieures qui agissent sur ces organes en voie de développement (3).

Ce point, nous nous sommes proposé de le soumettre à une analyse détaillée et d'y ajouter quelques expériences tendant à déterminer la cause de l'organisation dorsiventrale qui se manifeste dans les racines aériennes de quelques Orchidées.

ERIA LANICEPS.

Les racines de cette Orchidée montrent par un exemple combien la structure de ces organes peut rester indépendante des conditions extérieures. En comparant deux coupes transversales dont l'une fut tirée d'une racine flottant dans l'air, et l'autre d'une racine enfoncée dans un mélange de sable, de charbon et de sphaigne, nous ne voyons en effet aucune différence tant soit peu essentielle. Le cylindre central, le tissu sclérenchymateux qui l'environne, l'écorce et même les tissus périphériques qui varient dans quelques Orchidées sous l'influence des agents extérieurs, tout y est absolument semblable. Les grandes cellules endodermiques dépourvues de substance organisée possèdent les parois extérieures considérablement épaissies (pl. IV, fig. 1); cet épaississement, qui passe aux

(1) E. Pfitzer, *Grundzüge einer vergleichenden Morphologie der Orchideen*, 1882, p. 20, 167.

(2) H. Leitgeb, *Die Luftwurzeln der Orchideen* (*Denkschriften der k. Akademie der Wissenschaften*, vol. XXIV, 1865).

(3) Ce point vient d'être étudié par M. Costantin dans ce Recueil (7e série, t. I, p. 140, mai 1885). (Réd.)

parois latérales et finit à la limite des parois intérieures, est absolument de la même force dans les deux cas. Le voile (*velamen*) est constitué par une seule assise d'éléments ayant les parois latérales réticulées et des flocons bruns de protoplasma coagulé à l'intérieur. Un grand nombre de ces éléments s'allongent en poils radicaux qui forment un velu aussi épais sur la racine aérienne que sur la souterraine; la longueur de ces poils est cependant bien plus considérable lorsque la racine se développe dans un milieu humide et obscur, que quand elle pend dans l'air et ne se trouve pas en état de remplir sa fonction habituelle.

ONCIDIUM SPHACELATUM.

Les racines de cette plante possèdent une structure également indépendante du milieu dans lequel elles se sont développées. La structure des tissus périphériques ne varie pas, bien qu'elle soit toute différente de ce que nous avons trouvé dans l'*Eria laniceps*. Le voile est ici composé de cinq ou six assises d'éléments spiralés; les grandes cellules de l'endoderme possèdent des parois peu épaissies.

Si la production des poils radicaux est complètement indépendante des agents extérieurs dans l'*Eria*, il en est tout autrement dans l'*Oncidium*, où ces poils n'apparaissent que sur des racines souterraines. Nous trouvons donc ici le premier vestige de l'influence des conditions extérieures sur l'organisation de la racine, influence qui est aisément reconnaissable, mais qui ne touche en rien la structure anatomique de cet organe.

EPIDENDRON NOCTURNUM.

Les racines aériennes de cette plante sont douées d'une organisation dorsiventrale moins arrêtée que dans les Orchidées que nous allons analyser plus tard.

Les racines engendrées dans la base de la tige ne se dirigent pas toutes dans le même sens; les unes sont presque verticales et s'enfoncent bientôt dans le mélange remplissant le

pot, tandis que les autres croissent dans l'air en direction oblique et dépassent les bords du pot. Selon que la racine est développée dans un milieu clair et sec, ou dans un milieu humide et obscur, elle sera verte ou incolore, mais toujours dépourvue de poils radicaux. Nous allons voir tout à l'heure que sa structure anatomique est intimement liée aux conditions extérieures qui accompagnent son développement.

La forme de la racine aérienne est régulièrement cylindrique, mais la moitié supérieure, recevant directement les rayons solaires, est bien plus colorée que l'inférieure qui fut moins favorisée à cet égard. En outre, ces deux moitiés présentent des différences anatomiques qui ne peuvent être révélées que par une observation attentive; ces différences ne se trouvent en effet que dans les tissus périphériques (voile et endoderme), tandis que les tissus essentiels (écorce et cylindre central) conservent partout la même structure, et sont impassibles à l'influence des agents extérieurs.

Le voile de la face supérieure d'une racine aérienne contient, dans les deux assises dont il est composé, des éléments assez peu semblables (pl. IV, fig. 2, 3). Dans l'assise extérieure, ces éléments sont deux à trois fois plus longs que hauts et larges; leurs parois extérieures sont ornées d'épaississements spiralés plus ou moins parallèles à l'axe de la racine, tandis que les parois latérales s'en distinguent par leurs épaississements bien plus rares et dirigés en sens oblique. Les éléments constitutifs de l'assise intérieure (pl. IV, fig. 3, 4) sont bien plus longs que les précédents, six à dix fois plus longs que hauts et larges; leurs parois sont uniformément épaissies, dépourvues d'ornements spiralés et totalement lisses, sauf les parois latérales parsemées de pores larges et arrondis.

Le voile de la face inférieure de la même racine (pl. IV, fig. 5, 6) est bien plus épais que celui de la face supérieure; ses éléments sont plus hauts et tantôt isodiamétriques, tantôt deux fois plus longs et un peu plus hauts que larges. Les deux assises de cette partie du voile se ressemblent complètement et rappellent, par leur structure, l'assise extérieure de la face

supérieure; leurs parois sont délicates et ornées d'épaississements spiralés.

Les deux parties du voile n'étant séparées par aucune ligne distincte, il doit y avoir une transition graduelle entre les caractères anatomiques de ces deux parties; cette transition consiste en ce que, sur les lignes latérales de la racine, on trouve, dans l'assise intérieure du voile, des éléments dont les parois réunissent les deux formes d'épaississement : les spires plus ou moins prononcées et les pores (pl. IV, fig. 7). Ces éléments, au caractère mixte, se trouvent cependant un peu au-dessus des lignes latérales, et c'est pourquoi la partie du voile possédant le caractère de la face inférieure est ici plus considérable que l'autre, ayant le caractère contraire.

L'endoderme situé sous le voile se compose, comme dans les autres Orchidées, de deux espèces d'éléments; ceux-ci sont disposés en séries longitudinales et y alternent avec beaucoup de régularité. Les éléments protoplasmatiques sont presque isodiamétriques et revêtus de membranes minces dépourvues de tout épaississement. Les éléments vides (aquifères) sont au contraire six à dix fois plus longs que hauts et larges; leurs parois, extérieures et latérales, sont toujours notablement épaissies, mais à un degré qui dépend de la situation occupée par l'endoderme. Dans la face inférieure de la racine, ces parois restent incolores et ne deviennent que peu épaisses (pl. IV, fig. 5); dans la supérieure, elles atteignent presque le double de cette épaisseur et se colorent en jaune brun (pl. IV, fig. 2).

Les racines souterraines, qui se sont développées sans subir l'influence des rayons solaires, ne peuvent manifester et ne manifestent, en effet, aucune différence dans la structure des tissus périphériques. Cette structure est absolument la même que dans la face inférieure des racines aériennes. Les parois des éléments vides de l'endoderme sont peu épaissies, et celles de tous les éléments du voile sont munies d'épaississements spiralés. Ainsi que nous l'avons déjà mentionné, les racines souterraines ne produisent jamais de poils radicaux; si leur surface est parsemée d'enfoncements qui correspondent aux

points de contact avec des corps durs (des grains de sable par exemple), c'est parce que les éléments du voile y atteignent une hauteur moins considérable qu'ailleurs.

L'organisation dorsiventrale des racines aériennes de l'*Epidendron* serait bien incomplètement exposée si nous passions sous silence la disposition des *réservoirs aériens* qui est bien caractéristique. Nous nommerons ainsi ces portions du voile qui gardent les gaz avec obstination et forment des taches blanches sur fond vert si la racine est plongée dans de l'eau pendant un certain temps; quand l'eau s'introduit dans les éléments du voile (sauf dans ceux des réservoirs), celui-ci devient transparent et ne peut plus dissimuler la chlorophylle dans les tissus sous-jacents. La structure de ces réservoirs a été décrite avec beaucoup de soin par M. Leitgeb (1), tandis que M. A. F. W. Schimper nous en a fait dernièrement connaître le rôle physiologique (2).

Dans notre *Epidendron*, ces réservoirs sont dispersés sur toute la périphérie des racines souterraines, parce que celles-ci ne peuvent acquérir d'organisation dorsiventrale; dans les aériennes, ils sont au contraire disséminés sur la face inférieure et manquent absolument à la supérieure exposée à l'influence directe des rayons solaires.

Pour savoir si c'est réellement la lumière qui provoque l'organisation dorsiventrale dans les racines aériennes, nous avons enveloppé leurs sommets dans du tain et attendu le résultat de l'expérience pendant plusieurs semaines. Les nouvelles parties des racines, développées sous le tain, ne manifestaient, en effet, aucune trace de cette organisation; les réservoirs aériens étaient dispersés uniformément sur toute la surface, et les tissus périphériques organisés de la même manière que dans une racine souterraine. Cette simple expérience nous autorise à attribuer toutes les particularités de la face supérieure dans les racines aériennes à l'influence des

(1) *Loc. cit.*, p. 204 et suiv.

(2) Schimper, *Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens* (*Botan. Centralblatt*, 1884, vol. XVII, p. 257).

rayons solaires qui agissaient pendant le développement de ces organes.

SARCANTHUS ROSTRATUS.

Contrairement à ce que nous venons de voir dans l'*Epidendron*, les racines aériennes de cette plante, colorées en vert grisâtre, possèdent la faculté de produire des poils radicaux sur les points de contact avec des objets environnants (un brin de sphaigne par exemple); cette faculté est nécessairement plus manifeste dans les racines souterraines, développées dans des conditions toutes différentes.

Quand on examine une coupe transversale de la racine aérienne sous un faible grossissement, on aperçoit que le cylindre central est situé un peu au-dessus de l'axe mathématique de la racine, et par conséquent plus rapproché de sa face supérieure que de l'inférieure. Comme dans l'*Epidendron*, la moitié supérieure de la racine est plus colorée et autrement organisée dans les tissus périphériques que la moitié inférieure.

Dans la partie supérieure, les deux assises du voile (pl. IV, fig. 8, 9) se ressemblent davantage dans l'*Epidendron*. Les éléments de l'assise extérieure sont un peu allongés dans le sens de l'axe de la racine; leurs parois extérieures sont minces et ornées de bandes parallèles, les radiales plus épaisses et parsemées de pores arrondis, enfin les intérieures encore plus épaisses, mais absolument lisses. Les éléments de l'assise intérieure sont bien plus allongés, quatre à six fois plus longs que hauts et larges; leurs parois surpassent en épaisseur celles de l'assise précédente, mais leur ressemblent par la présence de pores dans les cloisons radiales.

L'endoderme de la face supérieure (pl. IV, fig. 8) est composé d'éléments sensiblement comprimés. Dans les gros éléments, les parois extérieures et radiales sont fortement épaissies, tandis que les intérieures (reliées aux latérales par de petites bandes totalement minces) n'atteignent que tout au plus la quatrième partie de cette épaisseur.

L'endoderme de la face inférieure ressemble beaucoup à celui de la supérieure, mais tous les éléments y sont moins comprimés et les épaississements des parois beaucoup plus faibles (pl. IV, fig. 10).

Les deux assises qui constituent le voile dans la face inférieure sont bien différemment organisées (pl. IV, fig. 10, 11); l'assise intérieure contient des éléments semblables à ceux que nous avons trouvés dans la face supérieure, bien que leurs membranes soient plus minces ici. Il en est tout autrement pour les éléments de l'assise extérieure, car leurs parois radiales revêtent un aspect réticulé.

La racine souterraine diffère de l'aérienne par sa coloration blanche, la présence des poils radicaux et surtout par la structure des tissus périphériques (pl. IV, fig. 12, 13). Les deux assises du voile se ressemblent entièrement, car toutes les cloisons y sont munies d'épaississements spiralés (ou spiro-réticulés); les pores arrondis ne se voient que dans l'assise intérieure, où ils viennent quelquefois se mêler aux spires des parois latérales (pl. IV, fig. 13). L'endoderme y est caractérisé par ses parois (dans les éléments vides) bien moins épaissies que dans la racine aérienne.

Les réservoirs aériens ne manquent pas à la racine du *Sarcanthus*, mais ils ne se laissent remarquer qu'après son immersion dans de l'eau. Dans les racines souterraines, ils sont disséminés sur toute leur surface, tandis que dans les aériennes ils n'apparaissent que sur le côté inférieur, moins exposé à l'influence des rayons solaires.

Toutes les différences de structure que nous venons de voir dans les tissus périphériques sont évidemment provoquées par la lumière, qui n'atteint pas les racines souterraines et qui influe à un degré inégal sur les deux faces des racines aériennes. Une expérience, exécutée de la même manière que sur l'*Epidendron*, a cependant donné un résultat un peu différent; la nouvelle partie de la racine aérienne, développée sous le tain, n'était pas totalement dépourvue d'organisation dorsiventrale. Dans sa face inférieure, le voile ressemblait

parfaitement à celui d'une racine souterraine et ne contenait, dans ses deux assises, que des éléments spiralés. Dans sa face supérieure, il n'était plus aussi homogène, et ses deux assises différaient par la structure de leurs éléments; leurs parois étaient spiralées dans l'assise extérieure, et munies de pores arrondis (ou presque réticulées) dans l'assise inférieure.

Ce vestige d'organisation dorsiventrale, nous pouvons aisément le comprendre si nous admettons que la racine de *Sarcanthus* se développe avec lenteur et que les tissus exprimant cette organisation avaient déjà commencé leur développement et ressenti l'influence de la lumière avant d'être abritées par le tain. Cette supposition, qui n'a rien d'incompatible avec la nature des racines du *Sarcanthus*, suffit pour expliquer comment ces racines, protégées par le tain, pouvaient acquérir une structure intermédiaire entre les formes aérienne et souterraine.

PHALÆNOPSIS AMABILIS.

Les racines de cette plante se dirigent, dès leur insertion sur la tige, en sens oblique et tantôt s'enfoncent dans le mélange remplissant le pot, tantôt, après avoir touché les bords du pot, rampent à sa surface et y adhèrent avec une certaine vigueur. Les conditions extérieures qui accompagnent le développement de ces racines influent non seulement sur leur forme et leur aspect, mais aussi sur la structure de leurs tissus périphériques, et cette influence est beaucoup plus manifeste encore que dans l'*Epidendron* et le *Sarcanthus*. Quant aux tissus intérieurs, il n'y a que l'écorce qui se mette en relation avec les agents extérieurs ; la forme différente des racines en est le résultat immédiat.

La section transversale d'une racine aérienne a généralement la forme biconvexe et arrondie (pl. IV, fig. 14). Des deux faces, l'inférieure est toujours plus convexe que la supérieure, et le cylindre central est par conséquent plus proche de celle-ci que de l'autre.

Le voile de la face supérieure de cette racine est formé de deux assises différemment organisées (pl. IV, fig. 15, 16). L'assise extérieure est toujours plus volumineuse que l'intérieure; ses éléments sont presque isodiamétriques, munis de parois minces et spiralées (spiro-réticulées) et contiennent bien souvent des cellules de *Protococcus*. L'assise intérieure, plus mince, est composée d'éléments allongés, six et huit fois plus longs que larges (pl. IV, fig. 17) ; ceux-ci contiennent aussi du *Protococcus* ,quoique plus rarement et en moindre quantité, et sont entourés de parois épaisses, lignifiées et perforées par des pores arrondis.

Dans la face inférieure, les deux assises du voile sont, au contraire, assez semblables (pl. IV, fig. 18). L'extérieure ne diffère presque pas de celle que nous connaissons déjà dans la face supérieure, mais l'intérieure est caractérisée par la forme comprimée de ses éléments (pl. IV, fig. 18) et par la structure de leurs parois. Ces parois sont totalement lisses dans la moitié intérieure de chaque élément (pl. V, fig. 1) et rayées dans sa moitié extérieure; les pores ne leur font pas défaut, il est vrai, mais ils sont peu apparents et se mêlent aux rayures des parois latérales.

L'endoderme de la face supérieure possède une structure semblable à ce que nous venons de voir dans le *Sarcanthus* (pl. IV, fig. 15), mais les cellules protoplasmatiques ne se trouvent que bien rarement dans les coupes transversales de la racine, ce qui dépend de leur nombre inférieur à celui des cellules vides (pl. V, fig. 2) et de leurs dimensions relativement très petites.

L'endoderme de la face inférieure se distingue par un plus faible épaississement des parois dans les éléments vides ainsi que par la fréquence plus considérable des éléments protoplasmatiques (pl. IV, fig. 18) dans les coupes transversales de la racine. Cette fréquence provient de ce que les éléments vides sont ici bien moins allongés et ne surpassent presque pas le nombre des éléments protoplasmiques (pl. V, fig. 3).

Entre les deux formes des tissus périphériques que nous

venons de faire connaître, il y a une transition graduelle; on ne la voit pas cependant sur les lignes latérales de la racine, mais un peu au-dessous de ces lignes, par conséquent sur les bords de la face inférieure.

Les racines adhérentes à la surface du pot se présentent toujours sous une forme plus ou moins aplatie (pl. V, fig. 4); elles ressemblent par leur structure aux racines aériennes libres et ne se distinguent que par les poils radicaux développés sur leur face inférieure, et servant à fixer la racine à son support (pl. V, fig. 5).

Tout autre est l'apparence et l'organisation des racines souterraines; elles sont incolores, cylindriques (pl. V, fig. 6) et nullement dorsiventrales. Les poils radicaux ne recouvrent pas toute leur surface, il est vrai; mais, bien que réunis en groupes irréguliers, ils n'influent en aucune façon sur la structure des tissus périphériques sous-jacents. Ces tissus sont presque absolument pareils à ceux qui protègent la face inférieure d'une racine aérienne (pl. V, fig. 7, 8).

L'organisation dorsiventrale des racines aériennes du *Phalænopsis* doit être, sans nul doute, un effet de l'influence des agents extérieurs. Quel est cet agent, nous ne pouvons le résoudre d'une manière positive, mais les expériences effectuées avec les deux Orchidées précédentes nous portent à croire que c'est à la lumière qu'il faut attribuer ce résultat. Il paraît donc que les racines des Orchidées sont dans le même cas que les propagules du *Marchantia* et les prothalles des Fougères, où la dorsiventralité est incontestablement provoquée par la lumière.

Les réservoirs aériens sont faciles à voir dans les racines du *Phalænopsis* (1), à cause de leur diamètre assez considérable. Dans les racines souterraines, ils sont dispersés sans aucun ordre apparent; dans les aériennes, ils ne se trouvent que sur la face inférieure, tandis que la supérieure en est totalement dépourvue. Lorsqu'on humecte une racine aérienne, elle

(1) Comparez Leitgeb, *loc. cit.*, p. 206.

devient franchement verte et les réservoirs sont rendus encore plus distincts. Ils forment deux séries latérales, et une troisième, bien moins régulière, occupe la partie la plus saillante de la racine (pl. V, fig. 9).

Tout ce qui vient d'être exposé nous oblige à admettre que l'organisation dorsiventrale n'est pas innée aux racines du *Phalænopsis*, mais qu'elle y apparaît sous l'influence des rayons solaires. L'espèce suivante va nous apprendre que le contraire peut avoir lieu dans des plantes appartenant à la même famille.

AERANTHUS FASCIOLA.

De toutes les Orchidées aphylles, où les racines remplacent les feuilles dans leur fonction assimilatrice, l'*Aeranthus funalis* est le seul dont l'organisation ait été soumise à un examen approfondi (1). M. Schimper, qui nous l'a fait connaître, ne rapporte rien sur l'organisation dorsiventrale de ses racines; il nous est par conséquent permis de conclure que cette organisation fait totalement défaut aux racines de l'*A. funalis*, ou qu'elle y est faiblement accentuée.

Il en est tout autrement pour l'*Aeranthus fasciola*, dont M. Jelski a récolté, aux environs de Panama, quelques échantillons. Ceux-ci sont cultivés, depuis 1880, dans les serres du jardin de Cracovie et y fleurissent assez régulièrement.

Dans le plus grand exemplaire de l'*A. fasciola*, la tige, ou plutôt le rhizome, ne dépasse pas 3 centimètres en longueur, son diamètre mesure 3 millimètres environ. Cette tige, que nous ne pouvions pas disséquer (la plante à l'état vivant est certainement unique en Europe), ne possède ni feuilles distinctes, ni bourgeon terminal en forme de bulbe (2); elle est fixée à l'écorce lisse d'un arbre dicotylédoné par ses nombreuses racines, qui rampent à la surface de ce support et y adhèrent avec une certaine vigueur. Les racines formées en

(1) Schimper, *loc. cit.*, p. 256.
(2) Comparez Pfitzer, *loc. cit.*, p. 20.

serre chaude ne suivent pas l'exemple de celles qui se sont développées dans la forêt tropicale; elles pendent librement dans l'air et ne se fixent que très difficilement à leur support naturel (1). Quand la plante se dispose à fleurir, son rhizome produit dans sa partie supérieure (probablement dans le bourgeon terminal) de nombreux épis (pl. VI, fig. 11), qui sont masqués dans leur insertion par les bases des racines. Ces petits épis, longs de quelques centimètres, sont couverts de bractées brunes, distiques; dans leur moitié supérieure, on voit, à l'aisselle de chaque bractée, une petite fleur éperonnée, colorée en fauve.

Ces bractées sont les seuls organes foliaires visibles dans l'*A. fasciola;* elles ne servent pas à assimiler l'acide carbonique, parce que les grains de chlorophylle qu'elles contiennent en petite quantité dans leur jeunesse, se désorganisent de bonne heure. D'ailleurs, les inflorescences n'apparaissent qu'à une certaine époque de l'année et se développent aux dépens des substances plastiques emmagasinées dans les racines et probablement aussi dans le rhizome.

Pour remplacer les feuilles dans leur rôle physiologique, les racines de l'*A. fasciola* prennent un développement exagéré pour une si petite plante; elles rampent (à l'état naturel) à la surface de leur support, s'entre-croisent assez fréquemment et atteignent la longueur d'un mètre. Comme dans beaucoup d'autres Orchidées, ses racines ne se ramifient pas dans le cas normal; leur ramification n'a lieu que quand le sommet est détérioré par quelque accident et remplacé ensuite par un ou deux nouveaux sommets végétatifs latéraux. Quelquefois le sommet endommagé se régénère lui-même et se développe sans changer de direction; mais cette régénération est toujours marquée par un étranglement très profond qui sépare la racine en deux parties distinctes, vieille et nouvelle.

Les deux faces de ces racines diffèrent totalement par leur

(1) Mon ami, M. E. Godlewski, suppose que l'hydrotropisme joue le rôle principal dans l'adhérence de ces racines à leur substratum; il ne se manifeste pas en serre chaude, où l'atmosphère est trop humide en général.

couleur; la supérieure, exposée à la lumière, est vert foncé (pl. V, fig. 15, *a*), tandis que l'inférieure, regardant le substratum, est blanche, sauf les bords colorés comme la supérieure. Cette coloration de la racine indique suffisamment que nous avons devant nous un organe dorsiventral; elle est en effet intimement liée à la structure des tissus périphériques, ou plutôt elle en est le résultat immédiat.

La forme extérieure de ces racines est non moins caractéristique et dépend à un certain degré de ce qu'elles adhèrent au substratum ou qu'elles pendent librement dans l'air (pl. V, fig. 10, 11, 15, *a*, 16, *b*). Dans la racine libre, la face supérieure est plane, ou un peu convexe et fortement ridée en sens longitudinal, tandis que l'inférieure se compose d'une côte médiane et de deux bandes latérales (pl. V, fig. 11, 12, 15, *a*). Dans la racine fixe, la face supérieure est au contraire toujours convexe et moins ridée; l'inférieure est également composée d'une côte médiane et de deux ailes latérales, mais la côte ne possède pas la même hauteur que dans la racine libre, et ne se détache plus aussi vivement de l'ensemble de la racine (pl. V, fig. 10). En tout cas, la largeur de la racine varie entre 3 et 5 millimètres, et l'épaisseur entre 1,5 et 2,5 millimètres.

La structure anatomique de ses racines est non moins exceptionnelle, à certains égards, que leur aspect extérieur.

La partie absolument normale de la racine, c'est son cylindre central. Il est polyarchique malgré son faible diamètre; le parenchyme y est gorgé de grains de chlorophylle et de fécule et se lignifie de bonne heure. L'endoderme (gaine protectrice) qui entoure le cylindre est composé de cellules dont les parois sont sclérifiées et tellement épaisses que l'intérieur de ces cellules disparaît presque totalement. Les cellules situées vis-à-vis des faisceaux ligneux s'opposent assez longtemps à la sclérification, mais elles finissent toujours par subir le même sort que leurs congénères.

L'écorce constitue presque toute la masse de la racine, et c'est de son développement irrégulier que dépend la forme

extérieure de l'organe (pl. V, fig. 12). Elle se compose d'éléments de trois espèces : assimilateurs, aquifères et raphidifères. Les premiers contiennent du protoplasma avec un nucléus, des grains de chlorophylle et de la fécule en quantité considérable; leur membrane est totalement lisse et dépourvue de tout épaississement. Les deuxièmes ne renferment aucune substance organisée, mais un suc limpide; leurs parois sont ornées d'épaississements réticulés. Enfin les troisièmes sont caractérisés par leur membrane mince et par leur contenu : un faisceau de raphides entouré de substance muqueuse.

Les cellules *assimilatrices* constituent la plus grande et en même temps la plus essentielle partie du tissu cortical; pressées les unes contre les autres, elles ne laissent entre elles que de petits méats intercellulaires. Les éléments *aquifères* sont un peu plus volumineux, mais moins nombreux que les cellules assimilatrices; ils se mêlent partout à ce tissu, se relient en réseau irrégulier et parcourent ainsi toute la masse de l'écorce. Leur destination est certainement double, ils doivent servir à distribuer l'eau dans l'écorce et en même temps à lui donner une certaine raideur. Les éléments *raphidifères*, les moins nombreux, sont disséminés dans toute l'écorce, auprès de sa face supérieure plus abondamment qu'ailleurs. Il faut encore noter que les éléments aquifères et les raphidifères ne touchent jamais à l'endoderme extérieur, car la couche corticale sous-jacente est uniquement constituée de cellules assimilatrices.

D'après ce que nous venons d'exposer, ni le cylindre central, ni l'écorce ne présentent rien d'extraordinaire dans la racine de l'*A. fasciola*. Voyons maintenant comment les tissus périphériques y sont organisés.

Quand on examine une coupe transversale de la racine sous un faible grossissement, on est d'abord étonné de voir une couche épidermique recouvrant sa face supérieure (pl. V, fig. 12, 13). Ce tissu paraît réunir les caractères de l'épiderme normal : transparence des éléments et épaississement consi-

dérable de leurs parois extérieures et latérales. En réalité, ce n'est nullement un épiderme, mais une assise endodermique composée d'éléments de deux espèces (pl. V, fig. 13; pl. VI, fig. 4). Ces éléments sont protégés à l'extérieur par une membrane qui contribue à leur donner l'aspect épidermoïde; la structure stratifiée de cette membrane, sa solubilité dans l'acide sulfurique, sa coloration en violet par le chlorure de zinc iodé, aussi bien que la présence de petits pores, ne nous laissent pas longtemps dans le doute et indiquent que cette membrane n'appartient nullement à l'endoderme (pl. V, fig. 14). En effet, elle ne touche à l'endoderme que par l'intermédiaire d'une lamelle médiane, et se trouve divisée en fragments par de petites bandes verticales de cette lamelle. Tout cela nous avertit que l'endoderme fut autrefois recouvert par une assise de cellules dont il n'est resté que des débris.

Cette assise, c'est le voile qui recouvrait la face supérieure de la racine et devançait l'endoderme dans son développement (pl. VI, fig. 1). Avant sa désorganisation, qui arrive de très bonne heure, ce voile était composé d'une seule assise d'éléments dont les parois intérieures se trouvaient fortement épaissies, stratifiées et percées de pores, tandis que les extérieures et les latérales étaient délicates et ornées de spires minces et assez rares (pl. VI, fig. 1).

Cette désorganisation, qui détruit les parois extérieures et latérales et épargne les parois intérieures, est la plus prompte à se faire remarquer sur les saillies de la surface et s'effectue plus tardivement dans les entailles.

Le fait que nous venons de signaler n'est pas sans analogues; il y a notamment d'autres Orchidées, et surtout l'*Angræcum subulatum* (1), où le voile se désorganise totalement et laisse à nu l'endoderme sous-jacent. Toutefois la destruction du voile ne se fait que bien tard dans ces plantes et touche toute la périphérie de la racine, tandis que dans l'*Aeranthus fas-*

(1) Leitgeb, *loc. cit.*, p. 195.

ciola elle ne s'attaque qu'à la surface supérieure et survient de très bonne heure.

Les tissus périphériques de la face inférieure, et particulièrement ceux qui revêtent la côte médiane, sont organisés d'une manière différente. Le voile y est composé de trois assises (pl. VI, fig. 2, 3, 5, 6), il masque la couleur verte de l'écorce et ne présente aucune tendance à la désorganisation. L'endoderme est constitué d'éléments vides, quatre à huit fois plus longs que larges (pl. VI, fig. 7), et d'éléments protoplasmatiques qui se laissent fréquemment apercevoir sur les coupes transversales. Ajoutons encore que dans les éléments vides les parois sont au moins deux fois plus minces que dans l'endoderme de la face supérieure, et nous comprendrons aisément que les différences de l'endoderme sur les deux faces sont absolument les mêmes que dans les Orchidées précédentes.

Le voile de la côte médiane contient trois assises, comme nous venons de le dire (pl. V, fig. 12, pl. VI, fig. 2, 3, 5); les deux intérieures se ressemblent totalement et se composent d'éléments réticulés; l'extérieure en diffère un peu par le volume et surtout par la largeur plus forte de ses éléments. Mais qui plus est, la paroi qui sépare l'assise extérieure de la sous-jacente est fortement épaissie et percée de petits pores; elle est par conséquent dépourvue d'ornements réticulés. En outre, les parois extérieures de l'assise superficielle sont peu résistantes aux agents extérieurs et se détruisent en totalité (pl. VI, fig. 5) ou en partie (pl. VI, fig. 6). Les parois latérales peuvent suivre leur exemple et se trouver réduites à leur squelette en forme de réseau (pl. VI, fig. 5). Cette destruction des parois a un but déterminé, c'est de faciliter l'absorption de l'eau par le tissu du voile; lorsqu'on immerge la racine de l'*A. fasciola* dans ce liquide pendant une dizaine de minutes, on voit le voile s'en injecter, devenir totalement transparent et découvrir la coloration verte des tissus intérieurs (pl. V, fig. 15, *b*, 16).

Le passage entre les deux formes sous lesquelles apparaissent les tissus périphériques de l'*A. fasciola* ne peut se trouver

sur les bords, mais dans la face inférieure de la racine (pl. V, fig. 12), parce que les ailes diffèrent de la côte médiane par leur coloration verte, semblable à celle de toute la face supérieure. Ce passage consiste en ce que les trois assises constituant le voile de la côte se réunissent en une assise unique, que celle-ci devient la continuation immédiate du voile de la face supérieure et, comme lui, est sujette à la même destruction. L'endoderme perd en même temps le caractère qu'il avait sur la côte et acquiert celui de la face supérieure.

Les racines de l'*A. fasciola* sont fixées à leur substratum à l'aide de poils radicaux développés aux dépens des éléments extérieurs du voile. Comme il est aisé de le prévoir, ces poils n'apparaissent que sur la partie plus saillante de la côte et adoptent, tantôt la forme de sacs courts et irréguliers (pl. VI, fig. 2), tantôt la forme de tubes élargis et boursouflés dans leur sommet (pl. VI, fig. 3), suivant que la racine était plus ou moins étroitement appliquée à la surface de son substratum.

La disposition des réservoirs aériens ressemble beaucoup à celle que nous avons vue dans les racines aériennes du *Phalænopsis*. Ces réservoirs manquent absolument à la face supérieure de la racine, et, dans l'inférieure, ils ne deviennent visibles à l'œil nu que quand la racine a été préalablement humectée. Dans ce cas, ils se présentent sous l'aspect de petits points blancs qui sont assez rares sur la côte médiane, mais nombreux sur sa limite avec les ailes, où ils forment deux bandes latérales (pl. V, fig. 16) correspondantes aux deux séries latérales du *Phalænopsis* (pl. V, fig. 9).

Le tissu qui constitue un réservoir diffère du tissu normal du voile au même degré que cela a lieu dans les autres Orchidées. Les parois de ses éléments sont plus résistantes, leurs épaississements réticulés plus massifs et plus larges que dans les éléments normaux (pl. VI, fig. 8). Les parois extérieures de l'assise superficielle ne se désorganisent jamais et restent absolument intactes; en cas de submersion de la racine, elles mettent un obstacle insurmontable à l'infiltration de l'eau

dans le tissu du réservoir; l'air y est confiné, communique avec les gaz contenus dans les méats intercellulaires de l'écorce par l'intermédiaire d'une cellule endodermique (*a*, pl. VI, fig. 8) remplie de gaz et conservant des parois minces; cette cellule spéciale, si différente de toutes ses congénères, relie tout le tissu aérifère du réservoir à un méat intercellulaire sous-jacent (*b*) assez large, bordé de cellules aquifères (*cc*) et s'enfonçant dans le tissu assimilateur de l'écorce. C'est donc par exception à une règle générale (1) que nous voyons ici les cellules aquifères toucher immédiatement à l'assise endodermique.

La disposition des réservoirs aériens, telle que nous venons de la décrire, ne se voit que sur des racines âgées; sur les parties plus jeunes de ces organes, on aperçoit, après leur immersion, deux bandes blanches situées sur les limites de la côte avec les ailes, ainsi que des taches blanches dispersées sur la côte elle-même (pl. II, fig. 15, *b*). Ces bandes et ces taches contiennent de nombreux réservoirs qui ne se sont pas encore individualisés à cette époque. La désorganisation des parois extérieures dans le voile, ne s'opère en effet que bien tard dans les interstices qui relient les réservoirs en groupes ou en bandes; quand elle est achevée, les bandes et les taches ont disparu et se trouvent remplacées par des réservoirs isolés.

Après avoir exposé la structure des racines adultes de l'*A. fasciola*, nous devons faire encore quelques remarques sur leur développement et sur les causes qui pourraient déterminer leur organisation dorsiventrale.

Le sommet de la racine se distingue des parties adultes par sa couleur brun fauve; sa pointe extrême est indiquée par un point vert très pâle. La coloration fauve devient de plus en plus faible, à mesure que les tissus de la racine sont éloignés de son sommet; elle disparaît totalement à une distance de 1 centimètre environ et passe au vert dans la face supérieure, au blanc dans l'inférieure (pl. V, fig. 15, *a*, *b*).

(1) Voy. p. 15.

Une coupe longitudinale de ce sommet et verticale à la face supérieure, laisse reconnaître les trois tissus primaires de la racine : la coiffe, l'écorce et le cylindre central (pl. VI, fig. 10). La coiffe et l'écorce, qui dérivent d'un méristème commun dans d'autres Orchidées (1), semblent être totalement indépendants dans l'*A. fasciola;* il faut cependant avouer que nous n'avons pu trancher cette question d'une manière définitive. Les deux assises extérieures de l'écorce s'individualisent de très bonne heure, et se distinguent de toutes les autres assises corticales par le contenu plus dense de leurs cellules et par leur destination future.

L'extérieure de ces deux assises spéciales est destinée à former le voile de la racine. A cette fin, elle se développe différemment sur les deux faces de cet organe ; dans l'inférieure, elle se divise en trois assises engendrées en ordre centripète, tandis que dans la supérieure, elle ne se multiplie pas et se transforme immédiatement en voile. Ainsi, les différences que nous connaissons dans la structure du voile sur les deux faces s'accentuent de très bonne heure, encore sous l'abri de la coiffe.

La deuxième de ces assises prend un aspect spécial, encore plus vite que l'assise-mère du voile, car les cellules qui la constituent cessent bientôt de se multiplier et se transforment en éléments caractéristiques de l'endoderme. Dans chacune des séries longitudinales dont elle est constituée, les cellules courtes alternent régulièrement avec des cellules allongées; celles-ci perdront bientôt leur contenu et se changeront en éléments vides de l'endoderme, les autres, au contraire, conserveront à tout jamais leur forme, leur contenu et leur structure.

C'est donc sous l'abri de la coiffe que commence à se développer l'organisation dorsiventrale des racines de l'*A. fasciola.* La forme extérieure de cet organe se dessine également sous la même protection. Pour le reconnaître, il suffit d'examiner

(1) M. Treub, *Le méristème primitif de la racine dans les Monocotylédones*, 1876, p. 27.

une coupe transversale qui a passé tout près du sommet de la racine; le corps de cet organe y apparaît sous la forme d'un triangle arrondi, à base large, correspondant à la face supérieure de la racine adulte (pl. VI, fig. 9, *a*). A mesure que les coupes seront plus éloignées du sommet, leur forme triangulaire deviendra de plus en plus accentuée (pl. VI, fig. 9, *b*, *c*). Enfin, lorsque la coiffe sera réduite à une couche assez mince, la face inférieure (base du triangle) commencera à se rider, et l'inférieure, que constituaient jusqu'alors les deux côtés du triangle, se creusera ensuite de deux sillons latéraux et se séparera plus ou moins distinctement en côte médiane, et en ailes latérales (pl. VI, fig. 9, *d*). Dès ce moment, il ne reste plus beaucoup à la racine pour adopter sa forme définitive; il faut seulement que la coiffe disparaisse entièrement et que les ailes et la côte se développent et s'accentuent davantage.

L'apparition de la structure dorsiventrale et de la forme caractéristique dans les plus jeunes parties de la racine, entourées encore de la coiffe, donne lieu à la supposition que ces caractères sont innés à la racine de l'*Aeranthus fasciola* et ne résultent plus des conditions extérieures, comme cela a été démontré pour les Orchidées précédemment analysées. L'examen des racines flottant librement dans l'air prouve, d'une manière non équivoque, qu'elles sont impassibles à l'influence des agents extérieurs; courbées et contournées comme elles le sont bien souvent, la face inférieure de leur sommet se trouve plus d'une fois exposée à une lumière intense, ce qui n'apporte aucun changement à l'organisation de la racine. Il en est de même pour les racines dont les sommets ont pris des positions différentes par rapport à l'horizon.

Une expérience arrangée de la même façon que pour l'*Epidendron* et le *Sarcanthus* nous donna un résultat positif. Le sommet d'une racine enveloppé dans du tain perdit sa coloration verte après quelque temps, et ne voulut plus pousser davantage; une petite altération de sa pointe en était la cause probable. Plus tard, ce sommet se régénéra totalement et produisit une nouvelle racine, fortement rétrécie à sa base,

longue de 3 centimètres et servant de continuation à la racine primitive. La forme de cette nouvelle racine, engendrée et développée à l'abri de la lumière, était plus ou moins triangulaire (pl. VI, fig. 12). Sa face supérieure, ridée en sens longitudinal, faisait suite à la même face de la racine primitive, bien que leur continuité fût interrompue au point de leur jonction. Sa face inférieure (les deux côtés du triangle avec leur angle arrondi) correspondait presque entièrement à la côte médiane de la racine-mère; elle était garnie, sur la partie la plus saillante, de poils radicaux si nombreux et si fortement soudés au tain qu'il fallait user d'une force assez considérable pour les en séparer (pl. VI, fig. 12). La structure anatomique, ainsi que l'organisation des tissus périphériques ressemblaient tellement à ce que nous connaissons pour les racines normales de l'*A. fasciola* que nous pouvons nous dispenser de faire leur analyse. Nous ajouterons encore la remarque que si cette nouvelle racine différait des racines normales par sa forme plus triangulaire, c'est que les ailes y ont été atrophiées faute de la lumière indispensable à leur développement complet.

L'Orchidée la plus anomale sous le rapport de ses organes végétatifs, l'*Aeranthus fasciola*, nous servit de point de départ aux observations que nous venons d'exposer. Après avoir reconnu une organisation dorsiventrale dans les racines de cette espèce, nous avons cherché la même organisation dans d'autres Orchidées; les recherches dirigées dans cette voie ont été couronnées d'un certain succès, et nous avons suivi une marche ascendante dans l'exposition des faits recueillis.

Le résultat essentiel de nos recherches, c'est la démonstration des différences qui existent dans l'organisation des racines de ces plantes.

Dans une partie des Orchidées, certainement dans les plus nombreuses (*Eria lanicevs*, *Oncidium sphacelatum*, *Aerides*

odoratum, *Angræcum eburneum*, etc.), les racines aériennes et les souterraines ne présentent aucune différence dans leur structure anatomique ; les conditions extérieures, et surtout la lumière, n'exercent aucune influence sur la forme de la racine et sur la structure des tissus périphériques. L'organisation de cet organe reste toujours régulièrement radiée.

Dans d'autres Orchidées, les racines souterraines et les aériennes diffèrent notablement dans la structure de leurs tissus périphériques (*Epidendron*, *Sarcanthus*) et quelquefois aussi dans leur forme (*Phalænopsis*). Dans les racines aériennes, le voile et l'endoderme de la face supérieure, exposés aux rayons du soleil, sont autrement organisés que ceux de l'inférieure ; les réservoirs aériens sont tantôt concentrés à la face inférieure (*Phalænopsis*), tantôt disséminés sur cette face et sur les côtés de la racine (*Epidendron*, *Sarcanthus*), mais ils manquent toujours à la face supérieure. L'organisation de ces racines ne peut être, par conséquent, envisagée comme organisation radiée, mais comme dorsiventrale. Dans les racines souterraines, il n'y a rien de pareil ; les réservoirs aériens sont dispersés et les tissus extérieurs uniformément organisés sur toute la périphérie de cet organe. La structure de ces tissus étant complètement semblable à celle de la face inférieure d'une racine aérienne, la lumière doit être considérée comme l'agent qui provoque la structure exceptionnelle de la face supérieure dans les racines aériennes, et leur donne une organisation dorsiventrale. L'expérience confirme pleinement cette supposition ; dans une racine aérienne, dorsiventrale par conséquent, toutes les nouvelles parties engendrées et développées à l'abri de la lumière possèdent une organisation radiée et une structure totalement semblable à celle des racines souterraines (*Epidendron*, *Sarcanthus*).

Enfin, dans une seule des Orchidées que nous avons analysées, toutes les racines sont exclusivement aériennes et se développent avec difficulté dans un milieu humide et obscur (*Aeranthus fasciola*). Leur forme n'est jamais cylindrique, mais aplatie ; les deux faces qui en résultent se distinguent par

leur coloration, et surtout par la structure de leurs tissus périphériques (voile et endoderme). Ces racines sont dorsiventrales, par conséquent; elles le sont non seulement dans les parties adultes, mais aussi dans les plus jeunes, recouvertes par la coiffe et soustraites à l'influence des agents extérieurs. L'organisation dorsiventrale apparaissant de si bonne heure doit être une qualité innée à la racine de l'*Aeranthus fasciola;* l'expérience le prouve d'une manière incontestable, en nous apprenant que cette organisation ne peut être éliminée par le développement de la racine dans l'obscurité. Ces racines sont destinées à remplacer les feuilles dans leurs fonctions assimilatrices; elles les rappellent non seulement par l'organisation dorsiventrale, reconnaissable à l'aide du microscope, mais aussi par le contraste de leurs faces, dont l'une est colorée en vert foncé et totalement dépourvue de réservoirs aériens (analogues aux stomates), tandis que l'autre est blanche (sauf les bords), parsemée de ces réservoirs et subdivisée en côte médiane (analogue à la nervure médiane) et en ailes latérales.

EXPLICATION DES FIGURES.

Planche IV.

Eria laniceps.

Fig. 1. Racine souterraine en coupe transversale. Les éléments du voile sont disposés en une seule assise et contiennent des débris de protoplasma. Les extrémités des poils sont éloignées et leurs membranes déchirées en bandes spirales par le rasoir. Gr. 210 diamètres.

Epidendron nocturnum.

Fig. 2. Face supérieure d'une racine aérienne coupée en sens transversal. Le voile est composé de deux assises; l'endoderme renferme des éléments vides et une cellule protoplasmique. Gr. 120.

Fig. 3. Voile de cette face en coupe longitudinale. Les parois de l'assise extérieure sont ornées d'épaississements spiroïdes, ceux de l'intérieure sont épaissies et percées de pores assez larges. Gr. 120.

Fig. 4. Assise intérieure du voile de cette face. Gr. 120.

Fig. 5. Face inférieure de la même racine. Coupe transversale. Gross. 120.

Fig. 6. Voile de cette face en coupe longitudinale. Les parois de toutes les deux assises sont ornées d'épaississements spiroïdes. Gr. 120.

Fig. 7. Voile du côté latéral de la même racine; coupe longitudinale. Les parois de l'assise inférieure sont rayées et en même temps percées de pores. Gr. 120.

Sarcanthus rostratus.

Fig. 8. Face supérieure d'une racine aérienne; coupe transversale. Gr. 120.

Fig. 9. Coupe longitudinale des tissus périphériques de cette face. Les parois de toutes les deux assises du voile sont percées de pores. Gr. 120.

Fig. 10. Face inférieure de la même racine; coupe transversale. Gr. 120.

Fig. 11. Coupe longitudinale des tissus périphériques de cette face. Les parois de l'assise extérieure du voile sont munies d'épaississements réticulés; celles de l'intérieure sont, au contraire, percées de pores arrondis. Gr. 120.

Fig. 12. Racine souterraine en coupe transversale. Les parois de toutes les deux assises du voile sont couvertes d'épaississements spiro-réticulés. Gr. 120.

Fig. 13. Coupe longitudinale des tissus périphériques de cette racine. Les parois spiro-réticulées de l'assise intérieure du voile sont percées de quelques pores. Gr. 120.

Phalænopsis amabilis.

Fig. 14. Coupe transversale d'une racine aérienne. Grandeur naturelle.

Fig. 15. Tissus périphériques de la face supérieure de cette racine coupée en sens transversal. Gr. 120.

Fig. 16. Coupe longitudinale de ces tissus. Les parois de l'assise extérieure du voile sont minces et spiro-réticulées, celles de l'intérieure sont, au contraire, épaisses et percées de pores assez petits. Gr. 120.

Fig. 17. Assise intérieure du voile de cette face. Deux petits groupes d'éléments plus courts recouvraient les cellules protoplasmiques de l'endoderme. Gr. 120.

Fig. 18. Tissus périphériques de la face inférieure d'une racine aérienne coupée en sens transversal. Gr. 120.

Fig. 19. Assise intérieure du voile de cette face. Les groupes de cellules à membrane plus mince étaient situés au-dessus des cellules protoplasmiques de l'endoderme. Gr. 120.

Planche V.

Phalænopsis amabilis.

Fig. 1. Face inférieure de la racine aérienne; coupe longitudinale. Les parois de l'assise extérieure du voile sont spiro-réticulées; celles de l'intérieure sont en partie lisses, en partie rayées et percées de pores. Les éléments qui couvrent la cellule protoplasmique de l'endoderme diffèrent, par leur forme et l'agencement, de leurs congénères. Gr. 120.

Fig. 2. Endoderme de la face supérieure d'une racine aérienne. Gr. 80.

Fig. 3. Endoderme de la face inférieure de la même racine. Gr. 80.

Fig. 4. Coupes transversales des racines aériennes qui adhéraient au pot par leur surface inférieure. Grandeur naturelle.

Fig. 5. Coupe longitudinale de la face inférieure d'une racine semblable. Les poils, en forme de sacs, fixaient cet organe à la surface du pot. Gr. 120.

Fig. 6. Racine souterraine en coupe transversale. Grandeur naturelle.

Fig. 7. Coupe transversale de la même racine; elle a passé par un endroit couvert de poils. Gr. 120.

Fig. 8. Coupe longitudinale de cette racine. Voile et jeunes poils. Gr. 120.

Fig. 9. Face inférieure d'une racine aérienne préalablement humectée. Les réservoirs aériens forment trois séries de taches blanches sur fond vert. Grandeur naturelle.

Aeranthus fasciola.

Fig. 10. Coupes transversales des racines adhérant à leur substratum. Gr. $\frac{5}{2}$.

Fig 11. Coupes transversales des racines développées en serre chaude et ne touchant pas le substratum. Gr. $\frac{5}{2}$.

Fig. 12. Coupe transversale d'une racine semblable. Gr. 25.

Fig. 13. Tissus de la face supérieure de cette racine; coupe transversale. Gr. 120.

Fig. 14. Mêmes tissus plus fortement grossis. Le voile y est désorganisé, sauf les parois intérieures, épaisses, stratifiées et percées de petits pores. L'endoderme ressemble à un épiderme véritable. Gr. 320.

Fig. 15. Racine libre humectée pendant une dizaine de minutes. — *a*, face supérieure; *b*, face inférieure avec taches et bandes blanches. Grandeur naturelle.

Fig. 16. Morceau d'une vieille racine qui a été humectée; vue de la face inférieure. Les réservoirs aériens, totalement individualisés, ont l'aspect de petits points blancs. Grandeur naturelle.

Planche VI.

Aeranthus fasciola.

Fig. 1. Partie très jeune d'une racine libre; coupe transversale de sa face supérieure. Les débris de la coiffe recouvrent encore le voile, qui est intact et totalement développé. Les éléments de l'endoderme renferment du protoplasma et leurs membranes n'ont fait que commencer à s'épaissir. Gr. 320.

Fig. 2. Face inférieure d'une racine fixée au substratum par des poils radicaux; ceux-ci se développent sur la côte médiane et possèdent la forme de sacs. Coupe transversale. Gr. 120.

Fig. 3. Poils radicaux de la côte d'une racine un peu éloignée de son substratum. Gr. 120.

Fig. 4. Endoderme de la face supérieure. Gr. 80.

Fig. 5. Tissus périphériques couvrant la côte d'une racine coupée en sens transversal. Les parois extérieures de l'assise superficielle sont totalement

détruites, les latérales réduites à leur réseau épaissi, et les intérieures percées de petits pores. Les parois de deux autres assises sont réticulées comme celles qu'on voit en surface. Gr. 320.

Fig. 6. Préparation semblable, prise à la limite de la côte avec une aile. Les parois de l'assise superficielle ne sont pas encore désorganisées, sauf la paroi extérieure d'un élément, percée d'une large ouverture. Gr. 320.

Fig. 7. Endoderme pris sur la côte médiane. Gr. 80.

Fig. 8. Réservoir aérien en coupe transversale. — *a*, élément endodermique rempli de gaz et ayant les parois minces; *b*, méat intercellulaire sous-jacent; *cc*, cellules aquifères bordant le méat et touchant immédiatement à l'endoderme. Gr. 320.

Fig. 9. *a*, *b*, *c*, *d*, coupes transversales prises successivement dans le sommet de la racine. La couche laissée en blanc dans la figure correspond aux tissus périphériques. Gr. 5.

Fig. 10. Coupe longitudinale du sommet et verticale à la face supérieure de la racine. — *cl*, coiffe; *v* et *e* voile et endoderme de la face supérieure; *c*, écorce; *f*, cylindre central; *r*, cellulles raphidiphères; *e'* et *v'*, endoderme et voile de la face inférieure. Gr. 20.

Fig. 11. Plante proche de la floraison. Une dizaine d'épis et un nombre considérable de racines (leurs bases sont seules dessinées dans la figure) masquent la présence du rhizome qui leur a donné naissance. Grandeur naturelle.

Fig. 12. Coupes transversales de la partie adulte d'une racine développée à l'abri de la lumière. Les ailes y sont atrophiées et la côte médiane hérissée de poils très nombreux. Gr. 5.

FLORULE BRYOLOGIQUE DE MAYOTTE

Par M. Émile BESCHERELLE.

Dans notre florule bryologique de la Réunion et des autres îles austro-africaines de l'océan Indien (1), nous avons décrit ou mentionné, comme ayant été récoltées à Mayotte, les six espèces suivantes, savoir :

Hymenostomum pulicare Besch.
Fissidens comorensis C. Müll.
Octoblepharum albidum Hedw.
Calymperes decolorans C. Müll.
Thuidium perscissum C. Müll.
Ectropothecium Boivini C. Müll.

Ces Mousses avaient été rapportées par Boivin et c'étaient les seules que l'on connût à cette époque. Depuis, grâce aux recherches actives de M. Marie, ordonnateur à Mayotte, les Mousses signalées dans notre possession des Comores s'élèvent à 53, qui se répartissent ainsi qu'il suit dans les genres ci-après :

Hymenostomum	1	*Splachnobryum*	1	*Hookeria*	1
Trematodon	1	*Philonotis*	1	*Thuidium*	4
Microdus	1	*Bryum*	4	*Leptohymenium*	1
Leucoloma	1	*Polytrichum*	1	*Rhynchostegium*	1
Fissidens	6	*Jægerina*	1	*Rhaphidostegium*	1
Leucophanes	1	*Hildebrandtiella*	1	*Taxithelium*	1
Octoblepharum	1	*Pilotrichella*	1	*Isopterygium*	2
Garckea	1	*Aerobryum*	1	*Ectropothecium*	1
Streptopogon	1	*Neckera*	4	*Leucomium*	1
Syrrhopodon	2	*Porotrichum*	2	*Stereophyllum*	1
Calymperes	3	*Thamnium*	1	*Rhacopilum*	2

(1) Voy. *Ann. Sc. nat.*, Botanique, 6e série, t. X et XI.

M. Marie ayant quitté le pays, nous n'avons plus l'espoir de recevoir de nouveaux échantillons, et nous croyons devoir publier dès à présent les résultats obtenus.

L'île de Mayotte est la plus méridionale des quatre Comores; sa superficie est de 35000 hectares environ. Les plus hautes montagnes ne dépassent pas 660 mètres; celles que M. Marie a explorées sont : les monts Mavegani (660 mètres), le piton Combani (486 mètres), le mont M'Sapéré (560 mètres), Magi M'Bini; mais on ne rencontre guère de Mousses à une altitude inférieure à 300 mètres. Les îlots situés à l'est de l'île principale ont été également l'objet des recherches de M. Marie, qui a plus particulièrement récolté des Mousses à Dzaoudzi, chef-lieu de Mayotte, et à l'îlot Cacazou.

La flore de Mayotte, au point de vue qui nous occupe, a beaucoup d'affinités avec celle d'Anjouan. M. Ch. Müller, qui a étudié cette dernière tout récemment (1), y a constaté la présence de 54 espèces de Mousses, chiffre bien rapproché de celui de Mayotte (53). Malgré ces affinités, chacune des îles précitées a un fond qui lui est spécial et qui est représenté à Mayotte, notamment, par les *Fissidens* variés qu'on y rencontre, le *Splachnobryum gracile*, l'*Hildebrandtiella cuspidans*, les *Neckera subdisticha*, *Mariei* et *extans*, le *Leucomium mahorense*, le *Stereophyllum combanense*, etc., etc.

Nous ne terminerons pas cette note sans adresser de vifs remerciements à M. Marie qui, par son activité infatigable, nous a permis de faire connaître la florule de Mayotte, jusqu'ici, pour ainsi dire, inconnue des bryologues.

Paris, le 1er mars 1885.

ÉM. BESCHERELLE.

(1) Voy. *Linnæa*, XL, 1876.

1. HYMENOSTOMUM PULICARE Besch. (Fl. Réunion, p. 11).

Mayotte, BOIVIN (Hb. Mus. Par.).

2. TREMATODON MAYOTTENSIS Besch. (*Sp. nov.*). — Cespituli ferruginei, dioici. Caulis brevis. Folia siccitate crispula, madore erecta appressa, basi ovata lanceolata late ligulata apice rotundata, margine flexuosa integerrima vel summo nodoso-erosa; costa latiuscula rufa apice evanida; areolatione basi laxa, supra quadrata, apicali minuta incrassata; folia perichætialia latiora convoluta erecta. Capsula (vetusta) in pedicello centimetro subtorto stramineo ovata, collo duplo longiore plus minus basi strumoso. Cetera desunt.

Mayotte, M. MARIE, juin 1882, n° 1.

Cette Mousse varie quant à la forme de la capsule, qui est plus ou moins longue dans la même touffe; elle se rapproche beaucoup du *Trematodon ligulatus* Rehm. *Mss.*, de Natal (n° 22), mais elle en diffère par les feuilles plus longues, plus étroites et moins larges au sommet.

3. MICRODUS LIMOSUS Besch. (Fl. Réun., p. 16).

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, M. MARIE, n° 2.

Commun aussi dans les îles de Nossi-Bé et de Nossi-Comba. Suivant l'époque de la récolte et selon que la terre est desséchée ou mouillée, les tiges sont plus ou moins allongées, les feuilles plus ou moins vertes et la capsule, tantôt ovoïde d'un gris cendré, tantôt sphérique d'un roux très foncé.

4. LEUCOLOMA CESPITULANS C. Müll. (Linn., XL, p. 240).

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, îlot Cacazou, M. MARIE, n° 3.

Se trouve aussi à Anjouan, sur les vieux troncs pourris, mais toujours stérile, comme à Mayotte.

5. FISSIDENS OBSOLETIDENS C. Müll. (*in* Besch., Fl. Réunion, p. 44).

Mayotte, M. Marie, n° 4; se trouve également assez répandu à Nossi-Bé et à Nossi-Comba.

6. Fissidens comorensis C. Müll. (Linn., *loc. cit.*, p. 233).

Mayotte, Boivin, M. Marie, n° 5.

Var. *acuminatus*.

Cette variété diffère notamment du type par ses feuilles bordées d'une série de cellules aiguës, saillantes, en forme de scie, par les feuilles condupliquées (*lamina vera*) ornées de cellules plus longues, hyalines, et par la nervure qui se termine au sommet par une cellule plus grande, hyaline, en forme de mucron.

7. Fissidens hymenodon Besch. (*Sp. nov.*) — Dioicus; caulis perpusillus, vix 3-4 millim. longus, decumbens simplex, filiformis, crenato-foliosus æruginosus; foliis brevibus remotis ellipticis obtusis vel obtuse acuminatis circa 10 jugis, margine haud limbatis undique subtiliter serrulatis ob cellulas minutissimas acute prominentes; lamina vera ad medium producta truncata, lamina dorsalis brevis; costa infra apicem evanida sinuosa. Capsula in pedicello terminali geniculato pallido flexuoso tenella, cylindrica, viridis, ore purpureo ampliore. Peristomii dentes incurvi difficile emollientes. Operculum et calyptra?

Mayotte, sur les troncs d'arbres en décomposition, M. Marie, n° 7.

Espèce très remarquable par son port grêle, ses tiges presque filiformes à feuillage d'un vert gai rappelant celui de l'*Hymenodon æruginosus;* diffère de ses congénères des Comores par ses feuilles très courtes, obtuses, souvent arrondies au sommet.

8. Fissidens planifrons Besch. (*Sp. nov.*). — Caulis pusillus 1/2 cent. longus. Folia in frondem ovatam planam, brevem sistentia, circa 5-10 juga, elongata, ligulata, cuspidata, immar-

ginata, integerrima vel apice suberosa, cellulis undique quadratis minutissimis, obscuris margine prominentibus; costa valida, flavida, paululum flexuosa, infra apicem evanida; lamina dorsalis basi brevior rotundata. Capsula in pedicello geniculato terminalis, erecta, cylindrica, minuta; calyptra mitrata, minuta, operculum longe cuspidatum tantum obtegens.

Mayotte, sur la terre à Magi M'Bini, M'Sapéré, Combani, Mavegani, M. Marie, n° 8.

Diffère du *F. comorensis* par sa frondaison plus large et moins fournie, par ses feuilles planes étant sèches, non crispées ni arquées, longuement acuminées, cuspidées et plus étroites.

Var. *corticeus*, pallidius viridis, brevior, foliis 5-jugis minus longe acuminatis, habitatione arborea.

M'Sapéré, Magi M'Bini, M. Marie, n° 9.

9. Fissidens glaucescens Hsch., var. *Mahorensis*. —Caulis 1-3 uncialis, tomentosus, glaucus, rufoviridis; folia crispa, acuminata, integerrima, tantum ob cellulas prominentes subdentata; lamina dorsalis basi rotundata, costa cum apice evanida.

Mayotte, M. Marie.

10. Fissidens (*Polypodiopsis*) atroviridis Besch. (*Sp. nov.*). — Cespitosus, atro-viridis. Caulis pusillus simplex rubens flexuosus centimetro longus. Folia caulina remotissima, superiora in comam erecto-patulam congesta, 5-10 juga crispatula, madore plana, ligulata, basi complicata flexuosa, acuta, costa supra medium evanida; lamina dorsalis basi subdecurrens, lamina vera infra medium folii producta haud plana sed complicata et torquata, omnes limbo flavido e tribus seriebus cellularum elongatarum formato, e basi ad summum cinctæ, cellulis ceteris magnis minoideis laxis quadrato-hexagonis mollibus chlorophyllosis. Capsula

in pedicello rubente 3-4 mill. longo geniculato terminalis, inclinata. Cetera ignota.

Mayotte, sur la terre à M'Sapéré, M. Marie, n° 10.

Se rapproche, d'une part, des petits *Fissidens* (*Conomitrium* C. Müll. non Mont.) par sa fructification terminale et son habitation terrestre, et, d'autre part, des *Octodiceras* aquatiques par ses organes de végétation et le réseau foliaire. Diffère du *Conomitrium amphibium* de l'Afrique centrale par ses feuilles entièrement limbées et à aréolation plus lâche et plus large.

11. Leucophanes hildebrandtii C. Müll. (Linn., XL, p. 234).

Mayotte, Mavegani, M'Sapéré, M. Marie, n° 11. Se trouve aussi à Anjouan.

Cette espèce varie selon qu'elle croît sur la terre ou sur les arbres ; dans le premier cas, son port est plus robuste, ses tiges sont plus courtes, les feuilles plus longues, compactes, d'un vert pâle et dentées-ciliées depuis le milieu jusqu'au sommet ; c'est la forme de Mavegani. On rencontre cependant des formes terrestres qui se rapprochent du type par le port des tiges et la couleur des feuilles, et d'autres qui ont les feuilles tantôt obtuses et surmontées de sporules, tantôt assez longuement cuspidées, et alors sans sporules.

12. Octoblepharum albidum Hedw.

Mayotte, sur les arbres, à Combani et à M'Sapéré, M. Marie, n° 12.

Forme remarquable par ses feuilles caulinaires portant au sommet de nombreuses radicelles d'où partent de petits bourgeons qui servent à reproduire la plante, et par ses feuilles périchétiales deux fois plus petites que les caulinaires.

13. Garckea Bescherellei C. Müll. (*in* Besch., Fl. Réunion, p. 51).

Mayotte, M'Sapéré, M. Marie, n° 13.

Cette Mousse, qui est commune à la Réunion et à Nossi-Bé, paraît assez rare à Mayotte, où elle est associée au *Microdus limosus*.

14. Streptopogon (?) mayottensis Besch. (*Sp. nov.*). — Dioicus, laxe cespitosus. Caulis simplex vel innovando ramosus, 1-2 centim. longus, erectus. Folia viridi-rubentia, vinosa, late ovalia, acuminata, e medio denticulata, costa in mucronem dejectum continua; cellulis amplis basi late rectangularibus, superioribus brevioribus quadratis vel pentagonis, omnibus utriculo primordiali impletis. Planta mascula tantum nota, antheridiis raris paraphysibus claviformibus cinctis, articulis chlorophyllosis.

Mayotte, Dzaoudzi, M. Marie, n° 14.

15. Syrrhopodon maveganensis Besch. (*Sp. nov.*). — Cespites laxi, 2-3 cent. longi. Caulis curvatus, simplex vel basi furcatus. Folia madida erecto-patentia, sicca arcuata, vaginantia longa membranacea, lanceolata, involuta, obtusa, apice valide dentata, involuta, margine crasse limbato e parte angustiore ad apicem dentibus acutis, mediis longioribus dupliciter serrato; costa crassa papillis acutis obtecta; cellulis superioribus minutis opacis papillosis viridi-vinosis, mediis quadratis majoribus versus marginem magis productis; inferioribus hyalinis maximis totam partem latiorem occupantibus versus ad costam adscendentibus. Cetera ignota.

Mayotte, Mavegani, M. Marie, n° 16.

Très semblable par le port au *S. aculeato-serratus* de la Réunion et au *S. mauritianus;* diffère du premier par les feuilles garnies d'un bourrelet marginal, et du deuxième par la dentelure des feuilles et la couleur blanche de la partie engainante de ces dernières.

16. Syrrhopodon nossi-beanus Besch. (*in* Fl. Réunion).

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, Combani, M. MARIE, n° 15; se trouve aussi à Nossi-Bé.

17. CALYMPERES DECOLORANS C. Müll. (*in* Besch., Fl. Réunion, p. 58).

Mayotte, BOIVIN (*c. fr.*), Combani, M'Sapéré, Magi M'Bini, M. MARIE (stérile), n° 17.

18. CALYMPERES NOSSI-COMBÆ Besch.. (*loc. cit.*, p. 57).

Mayotte, M. MARIE (stérile), n° 18; se trouve également à Nossi-Comba.

19. CALYMPERES SANCTÆ-MARIÆ Besch.. (*loc. cit.*, p. 58).

Var. *Mayottensis*, foliis viridioribus brevioribus latioribusque, cellulis hyalinis minus numerosis.

Mayotte, îlot Cacazou (stérile), M. MARIE, n° 19.

20. SPLACHNOBRYUM GRACILE Besch. (*Sp. nov.*). — Dioicum. Cespites laxi rufescentes. Caulis gracilis, vix 1 centim. longus, simplex, erectus. Folia remotissima, patentia, brevissima, rotundata, concava, cochleariformia, margine incurva, cellulis undique laxis rectangularibus, parietibus incrassatis rufis. Planta mascula flore terminali, foliis elongatis obtusis. Antheridia pauca. Cetera ignota.

Mayotte, sur la terre, associé à *Philonotis comorensis* et *Microdus limosus*, à Magi M'Bini, M. MARIE, n° 20.

Diffère du *S. Boivini*, de Nossi-Bé, par la petitesse des plantes et par la forme et le tissu des feuilles.

21. PHILONOTIS COMORENSIS C. Müll. (Linn., XL, p. 245).

Mayotte, Magi M'Bini, M'Sapéré, M. MARIE, n° 21.

Commun dans le groupe des îles Comores, à Anjouan, à Nossi-Bé, Nossi-Comba, mais assez rare en fructification.

22. Bryum (*Erythrocarpidium*) incomptum Besch. (*Sp. nov.*). — Dioicum. Caulis brevis foliis imbricatis erectis, innovationibus mollibus 1 centim. longis foliis laxe remotis longioribus pallide viridibus. Folia caulina ovalia, lanceolata, acuminata, margine conniventia, integerrima, costa viridi in mucronem dejectum continua; cellulis longis latisque chlorophyllo serpentiformi ad parietes impletis, inferioribus hyalinis hexagonis. Folia perichætialia caulinis similia sed cellulis hyalinis, costa rubente. Capsula in pedicello sinuoso circa 2 cent. longo magna, angusta, obconica, suberecta, operculo mamillato satis robusto. Peristomium generis, ciliis 3 appendiculatis dentes internos in longitudine æquantibus, processus in membrana 3/4 productus. Annulus volubilis.

Mayotte, associé à *Philonotis comorensis*, à Magi M'Bini, M. Marie, n° 22.

Très voisin du *B. Pomoniæ* C. Müll., d'Anjouan.

23. Bryum (*Eubryum*) orthophyllum Besch. (*Sp. nov.*). — Dioicum. Cespites densi, breves, luteo-virides, nitentes. Caulis brevis, subsimplex vel in ramulos gracillimos e basi divisus. Folia caulina erecta, compacta, anguste ovali-lanceolata, concava, longe acuminata, margine incurva, integerrima, costa excedente viridi vel seniore rufo-viridi, cellulis elongatissimis utriculo primordiali persistente impletis, inferioribus quadratis rubescentibus. Capsula in pedicello purpureo 25-30 mill. longo horizontalis, obconica vel operculo delapso turbinata, atro-purpurea, sub ore constricta, collo nigrescente lævi arcuato capsulam æquante. Peristomium generis.

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, M. Marie, n° 23.

Se rapproche du *B. alpinulum* de Nossi-Bé, mais en diffère au premier abord par un port moins élancé, par ses tiges plus courtes, d'un vert jaunâtre soyeux, par ses feuilles incurvées à la marge, et par la nervure qui dépasse assez longuement le sommet de la feuille.

24. Bryum (*Argyrobryum*) argenteum L., var. *lanatum*.

Mayotte, sur la terre, M. Marie, n° 24.

25. Bryum (*Eubryum*) vinosulum Besch. (*Sp. nov.*). — Cespites graciles inferne rufescentes, superne vinosulo-virides. Folia madida arcuata, basi angustiora, anguste lanceolata, sensim in cuspidem rubellam subdenticulatam producta, margine recurva, e cellulis omnibus hexagonis longis areolata. Cetera desunt.

Mayotte, Dzaoudzi (stérile), M. Marie, n° 25.

Se rapproche du *B. leptospeiron* C. Müll., par le port, mais les cellules des feuilles caulinaires l'en distinguent suffisamment.

26. Polytrichum leioneuron Besch. (*Sp. nov.*).—*P. comorensi* sat simile, sed caulibus majoribus longioribusque, foliis caulinis madiditate erectis dorso lævibus e lamellis tabularibus numerosioribus folium totum occupantibus obtectis, cellulis marginalibus quadratis, foliis perichætialibus integerrimis longioribus apice crispulis, differt.

Mayotte, M'Sapéré, M'Bini, M. Marie, n° 26.

La capsule unique que je possède est trop jeune pour qu'il soit possible de la comparer à celle du *P. comorense*.

27. Jaegerina stolonifera C. Müll. (Linn., XL, p. 276).

Mayotte, Magi M'Bini, *c. fr.*, M. Marie, n° 27. Se trouve également à Anjouan.

28. Hildebrandtiella cuspidans Besch. (*Sp. nov.*). — Dioica; caulis repens, atro-rubens, lignosus, surculis remotis 5-15 centim. longis arcuato-decumbentibus divisis, ramulis simplicibus remotis paucis vix uncialibus cuspidatis vel sæpe in filum radicantem attenuatis, cortice rubro. Folia caulina, id est surcularia, erecta, plumulosa, regulariter imbricata,

orthostichella, pallide viridia vel lutescentia, nitidiuscula, seniora ferruginea, ovata, obtuse acuminata, concava, apice convoluta, subpungentia, ecostata, integerrima, tantum summo crenulata, basi lata rotundata aurantiaca; cellulis alaribus majusculis quadrato-vesiculosis rufulis chlorophyllosis, ceteris angustis elongatis hexagonis vel fusiformibus. Perichætium longum arcuato-cylindricum albidum, foliis inferioribus paucis brevibus subito acuminatis, superioribus magnis longissime convolutis acuminatis vel subito cuspidatis capsulæ orificium fere attingentibus. Capsula vix immersa, cylindrica, brunnea, pedicello brevi; peristomio ob vetustatem haud distincto. Cætera ignota. Planta mascula similis; perigonia numerosa ovoidea, foliis ovatis concavis parum acuminatis integris ecostatis, antheridiis paucis, paraphysibus nullis.

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, alt. 450 mètres, M. Marie, n° 28.

Diffère de l'*H. endotrichelloides* C. Müll., d'Anjouan, par un port beaucoup plus grêle, mais plus élancé, par les rameaux cuspidés et par les feuilles régulièrement imbriquées, rigides, beaucoup plus petites et convolutées.

29. Pilotrichella pseudo-imbricata C. Müll. (Linn., XL, p. 265).

Mayotte, Mavegani (plante mâle), M. Marie, n° 29.

30. Aerobryum pseudo-capense C. Müll. (*loc. cit.*, p. 262).

Mayotte, M. Marie (stérile). Se trouve aussi à Madagascar et à Maurice.

31. Neckera (*Paraphysanthus*) subdisticha Besch. (*Sp. nov.*). — *N. distichæ* similis, sed caulibus gracilioribus ramosis sæpe attenuatis flagelliformibus; foliis caulinis longioribus basi angustioribus, sæpissime crenato-denticulatis, costa breviore. Capsula ovoidea longius pedicellata paraphysibus folii-

formibus longior, peristomii dentibus internis angustioribus sed longioribus coadnatis tantum basi liberis papillosis.

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, îlot Cacazou, M. MARIE, n° 30.

32. NECKERA (*Rhystophyllum*) MARIEI Besch. (*Sp. nov.*). — Caulis primarius repens, stoloniformis, caulis secundarius 10-20 mill. longus erectus e basi ramosus, ramis distichis in frondem triangularem dispositis, simplicibus sæpe in flagellum longum denudatum continuis. Folia caulina intense viridia vel senectute viridi-rufescentia, ovato-spathulata, rotundata, apice sinuosa dissymetrica, integra, uno latere angusta basi recurvata, altero longiora latioraque infra insertionem auriculata rotundata, costa versus apicem evanida sæpe furcata; cellulis minutis rotundatis, basi ellipticis. Inflorescentia et capsula?

Mayotte, sur les arbres; M'Sapéré et Magi M'Bini, M. MARIE, n° 31.

Se rapproche par le port des petites formes du *N. anacamptolepis* de Ceylan.

33. NECKERA (*Rhystopyllum*) EXTANS Besch. (*Sp. nov.*). — Monoica; similis *N. undulatæ* formis minimis, caulibus autem brevioribus 3-6 cent. longis irregulariter pinnatis sæpe in flagellum longum continuis; ramis brevibus vix centimetro longis erectis vel patentibus sæpe innovantibus, foliis apice decrescentibus, distichis, undulatis. Folia caulina apice truncata erosa vel subdenticulata dissymetrica, uno latere angustiora basi incurvata, altero longiora latioraque inferne rotundata excavata; cellulis rhomboidalibus medio majoribus, basi fere rectangularibus; perigynii foliis vaginantibus in lora denticulata brevia elongatis, archegoniis numerosis, paraphysibus longioribus; perigonii foliis concavis subito in acumen obtusum coarctatis, antheridiis paucis, paraphysibus longioribus. Cetera ignota.

Mayotte, M'Sapéré, M. MARIE, n° 32.

34. NECKERA (*Rhystophyllum*) COMORÆ C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, Magi M'Bini, Mavegani, M. MARIE, n° 33.

Mousse assez commune dans le groupe des îles Comores et dans les îles voisines; se trouve aussi à la Réunion et à Maurice.

35. POROTRICHUM (*Pinnatella*) GEHEEBII C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, M. MARIE, n° 34.

Se trouve aussi à Anjouan.

36. POROTRICHUM (*Anastrephidium*) COMORENSE C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, Mavegani (stérile), M. MARIE, n° 35.

On la rencontre également à Anjouan.

37. THAMNIUM HILDEBRANDTII C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, stérile à Magi M'Bini, M. MARIE, n° 36.

Se trouve aussi à Anjouan, ainsi qu'à la Réunion et à Maurice, où il fructifie très rarement.

38. HOOKERIA (*Callicostella*) LACERANS C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, assez commun à Magi M'Bini, M'Sapéré et dans l'îlot Cacazou, M. MARIE, n° 37.

On récolte aussi cette Mousse à Anjouan.

39. THUIDIUM (*Thuidiella*) PSEUDO-INVOLVENS C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, Magi M'Bini, M. MARIE, n° 38; également à Anjouan.

40. Thuidium (*Thuidiella*) subscissum C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, îlot Cacazou, M. Marie, n° 39.

Cette espèce se trouve aussi à Nossi-Bé.

41. Thuidium (*Thuidiella*) perscissum C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, M. Marie; Anjouan, Boivin, Hildebrandt.

42. Thuidium (*Thuidiella*) byssoideum Besch. (*Sp. nov.*). — Monoicum, habitu *T. pygmæo* simile. Cespites atro-virides, brevissimi (2-3 mill. alti) tenuissimi. Caulis repens pinnatim ramosus, ramulis simplicibus paucis patulis vel erecto-patentibus. Folia caulina rugosa, ovato-acuminata, ramea ovata concava obtusa sæpe apice rotundata, semicostata, margine plana e basi papilloso-erosa; cellulis minutis rotundatis chlorophyllosis dorso papillosis. Folia perichætialia medio breviter ciliato-serrata, apice denticulata, hyalina, costa vix notata. Perigonium polyphyllum, radicans, foliis magnis hyalinis ovato-acuminatis vix denticulatis obsolete costatis. Capsula matura ignota, pedicello lævi.

Mayotte, sur la terre, M'Sapéré, M. Marie, n° 40.

Semblable par le port au *Th. pygmæum* Sch. de l'Amérique du Nord, mais différent par la ramification simplement pinnée, par l'inflorescence monoïque et par les feuilles périchétiales ciliées.

43. Leptohymenium Ferriezii Marie, *in litt.* — *L. fabronioidii* simile, sed ramis brevioribus simplicibus, sæpissime obtusis, laxe foliosis obscure viridibus, foliis caulinis latioribus longioribusque, breviter bicostatis, cellulis alaribus minoribus quadratis recte seriatis. Folia ramulea siccitate imbricata erecta cuspide deorsum dejecta, humore laxe imbricata erecto-patentia apice incurva, subdenticulata. Flores feminei tantum noti, ramuligeni, foliis lanceolatis longe acuminatis vix denticulatis. Cetera ignota.

Mayotte, sur les arbres, M'Sapéré, Magi M'Bini, M. Marie, n° 41.

44. Rhynchostegium comoræ C. Müll. (*loc. cit.*, p. 281).

A la diagnose que donne l'auteur (*loc. cit.*) il convient d'ajouter les renseignements suivants :

Planta monoica, flore masculo prope femineum obsito, gemmiformi, foliis brevissimis concavis acuminatis integris, antheridiis raris; perichætii foliis patulis (6-7) longioribus subito in cuspidem flexuosam siccitate recurvatam attenuatis, inferioribus ovalibus acuminatis concavis, omnibus integris ecostatis; archegoniis sterilibus minutissimis. Capsulæ pedicellus circa 2 cent. longus, flexuosus, rufus, glaber. Capsula pendula, ovoidea, elongata, lævis. Peristomii dentes externi læves apice erosi, membrana longa ad medios dentes procedens, dentes interni sæpius liberi carinati lutei subtiliter punctulati ciliis binis plus minus brevibus sæpe in uno coalitis.

Mayotte, Magi M'Bini, Mavegani, M. Marie, n° 42; Anjouan.

45. Raphidostegium (*Trichosteleum*) borbonicum Bél.

Mayotte, M'Sapéré, Magi M'Bini, CCC, M. Marie, n° 43.

46. Taxithelium planulum Besch. (Fl. Réun.).

Mayotte, Magi M'Bini, île Cacazou, M. Marie, n° 44. Se trouve également à Nossi-Bé et à Nossi-Comba.

47. Isopterygium subleptoblastum C. Müll. (*loc. cit.*).

Mayotte, Magi M'Bini, M'Sapéré, Mavegani, M. Marie, n° 45; assez commun à Nossi-Comba.

48. Isopterygium Saperense Besch. (*Spec. nov.*). — *I. Boivini* simile, foliis tamen pallide viridibus obscuris ecostatis toto margine denticulatis, capsula lævi sub apice post

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME II. — Nos 2 ET 3.

(ABONNEMENT AUX TOMES I ET II DE LA VIIe SÉRIE.)

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon
EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE
1885

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en novembre 1885.

BOTANIQUE. Septième Série.

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.
Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.
Les tomes I et II sont en cours de publication.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles.

ZOOLOGIE. Sixième série

Publiée sous la direction de MM. H. et Alph. Milne Edwards.

L'abonnement est également fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, publiés dans l'intervalle d'une année.

Pour la *Sixième Série*, le prix de l'abonnement à 2 volumes est de 25 francs pour Paris et 26 francs pour les départements.
La Série comprend 20 volumes. Les tomes XIX et XX sont en cours de publication.

A partir de la publication de la Septième Série, les prix seront les mêmes que pour la Botanique.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. Alphonse Milne Edwards.
L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

Prix du volume :

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.
Le tome 18 est publié.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		*(Rare.)*
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1885).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.

operculi lapsum valde strangulata, peristomii dentibus internis carinatis sæpius divisis, ciliis tribus in uno coalitis.

Mayotte, sur les troncs d'arbres, M'Sapéré, Magi M'Bini, îlot Cacazou, M. MARIE, n° 46.

49. ECTROPOTHECIUM BOIVINI C. Müll. (in BESCH. *Fl. Réun.*).

Mayotte, BOIVIN; M'Sapéré, Magi M'Bini, M. MARIE, n° 47.

50. LEUCOMIUM MAHORENSE Besch. (*sp. nov.*).—Monoicum. Caulis parce ramosus, brevis, repens, ramis mollibus albide viridibus 1-2 cent. longis. Folia anguste ovali-lanceolata, laxa, patula, subdisticha, plagiothecioidea, subconcava, longe cuspidata, integerrima, cuspide flexuosa, cellula apicali longissima, ecostata. Areolatio e cellulis latis longisque hyalinis utriculo primordiali sæpe ad parietes congesto formata. Folia perichætialia caulinis breviora, latiora, externa brevia, subobscura. Capsula in pedicello circa 10 mill. longo purpureo lævi minuta, ovoidea, ob pedicelli curvaturam horizontalis, operculo longissime aciculari rostrato. Peristomii dentes externi angusti carinati fuscescentes, valde papillosi subito in cuspidem tuberculosam attenuati, e basi ad medium ut in gen. *Hookeria* sulcati; processus carinatus membrana infra dentem medium productus, dentibus integris articulationibus brevibus luteolis.

Mayotte, sur la terre à Magi M'Bini, associé au *Leucophanes Hildebrandtii*, M'Sapéré. M. MARIE, n° 48.

Voisin, par le port, du *L. limpidum* de Ceylan, mais différant par les feuilles à parois cellulaires moins larges et moins épaisses, par l'inflorescence monoïque et par les dents du péristome interne plus longues que les externes, celles-ci plus largement fendues du milieu à la base, comme dans le genre *Hookeria*.

51. STEREOPHYLLUM COMBANIENSE Besch. (*spec. nov.*). — Monoicum; cespites prostrati, radiculosi, deplanati vires-

centes, nitidi. Caulis repens, arcte adhærens ramis complanate foliosis plus minus longis pluries divisus. Folia patula vel erecto-patentia, imbricatula, rigida, ovato-ligulata apice rotundata vix acuminata, integra, tantum summo erosa, basi angustiore subcomplicata, fere symmetrica, e cellulis basilaribus ad angulos quadratis numerosis, ceteris longiuscule hexagonis, superioribus ovalibus, apice ovato-quadratis, omnibus chlorophyllosis areolata; costa ultra medium evanida. Folia perichætialia erecta, minora, basi latiora, sensim acuminata, subdenticulata, brevius costata. Capsula in pedicello 5-6 mill. longo rubello lævi inclinata, ovata, infra os coarctata; operculo brevi conico, apiculo obliquo. Peristomium duplex dentibus brevibus, ciliis? Calyptra cucullata, brevis.

Mayotte, Combani, novembre 1881. M. Marie, n° 49.

Assez voisin du *L. Wightii* Mitt., de Ceylan, mais différant au premier abord par un port beaucoup plus robuste, par les feuilles d'un vert intense, brillantes, arrondies au sommet et à peine érodées. Capsules trop jeunes.

52. Rhacopilum prælongum Sch., var. *Nossianum*.

Mayotte, Magi M'Bini. M. Marie, n° 50.

53. Rhacopilum microdictyon Besch. (*spec. nov.*). — A *R. prælongo* differt : caulibus minus ramosis, foliis brevioribus siccitate incurvis, apice acuminatis, integris, erosis aut irregulariter denticulatis, e cellulis minoribus areolatis; costa in mucronem longiusculum torquatum inflexum excedente; foliis stipulæformibus cordiformibus brevius acuminatis; perichætio juniore gemmiformi foliis externis ovali-lanceolatis longe acuminatis integris, internis numerosioribus (10-12) erectis longissime loriformibus denticulatis; archegoniis numerosis crassis brevibus.

Mayotte, Mavégani (stérile). M. Marie, n° 51.

ÉTAT ACTUEL
DE
NOS CONNAISSANCES SUR LA FONCTION CHLOROPHYLLIENNE

Par M. C. TIMIRIAZEFF.

Un siècle s'est écoulé depuis que Jean Sénebier a découvert l'assimilation du carbone; car c'est à Sénebier, malgré les assertions contraires, que revient la gloire de cette découverte capitale. C'est à Sénebier que nous devons aussi la constatation de ce fait important, confirmé par tout un siècle de recherches, que c'est le parenchyme vert, composé de cellules à chlorophylle, qui est le siège de ce phénomène de décomposition de l'acide carbonique; mais ce n'est qu'aux recherches de ces dernières années que nous devons la connaissance plus intime du rôle de la chlorophylle et que nous avons fait les premiers pas vers une théorie rationnelle de la fonction chlorophyllienne.

Il est facile à concevoir que le rôle physiologique de la chlorophylle est en relation intime avec les notions plus générales que nous avons sur l'influence de la lumière dans le phénomène de décomposition de l'acide carbonique. Ce n'est qu'en partant de ces idées générales qu'on peut arriver à des notions justes sur le rôle spécial de la chlorophylle. Étudier les conditions physiques et chimiques de ce phénomène, chercher quelles sont les parties constituantes du rayon solaire qui y prennent une part, directe ou indirecte, suivre le sort de ces radiations dans la plante jusqu'au moment de leur disparition, c'est-à-dire de leur transformation en travail intérieur, établir enfin le rapport quantitatif entre l'énergie absorbée et le travail produit, tel a été le problème général que je me suis posé dès le début de mes recherches en 1867 et qui est encore loin d'une solution définitive.

Le premier pas qui était à faire était de posséder une mé-

thode chimique simple et en même temps précise pour étudier le phénomène de la décomposition de l'acide carbonique, qui viendrait remplacer la vieille méthode de Dutrochet si connue depuis qu'elle a été adoptée par M. Sachs. En partant de l'idée générale que M. Boussingault venait d'introduire dans la pratique de la physiologie végétale, et qui consistait à étudier le phénomène en question sur des feuilles isolées de la plante, j'imaginai une méthode bien simple, qui est devenue depuis d'un usage général, mais qu'on attribue à tort à M. Pfeffer. Au moyen de cette méthode, j'essayai de savoir quels sont les rayons du spectre solaire qui produisent le maximum de décomposition. On admettait que la décomposition est due aux rayons qui possèdent le plus grand éclat lumineux, aux rayons jaunes et verts. Cette opinion se basait sur les expériences de M. Draper; mais, comme j'avais des raisons de douter de leur exactitude, j'ai cru important de les soumettre à une épreuve directe. Je n'entrerai pas dans les détails de ces expériences, mais j'insisterai seulement sur la possibilité d'employer cette méthode des écrans colorés dont je me suis servi en cette occasion. On a dit depuis tant de mal de cette méthode, que je suis obligé de la défendre de nouveau. On attribue généralement à M. Wolkoff l'honneur d'avoir démontré que cette méthode ne valait rien; mais cette opinion est doublement erronée, d'abord en ce que l'écrit de M. Wolkoff ne présente sous ce rapport qu'une amplification des idées qui ont été énoncées d'une manière précise bien avant lui, et ensuite, en ce que l'auteur déprécie trop la portée de cette méthode. Ce n'est pas là évidemment la méthode la plus exacte, et c'est ce dont personne n'a jamais douté; mais pour des recherches qui n'aspirent pas à un haut degré de précision, on peut conseiller son emploi, même à l'heure qu'il est. Ce qui le prouve, c'est qu'en se servant de cette méthode, le physicien Müller a pu étudier la distribution de la chaleur dans le spectre solaire et j'ai pu étudier pour la première fois le phénomène qui nous intéresse en ce moment; nos résultats ont été parfaitement confirmés par les recherches plus exactes.

De ces recherches, il ressortait déjà cette conclusion principale, dont l'importance croît à mesure que nos connaissances sur ce sujet avancent, c'est que le maximum de décomposition se trouve être dans les rayons rouges, et non pas dans les rayons jaunes comme on l'admettait jusqu'alors. En comparant les trois courbes, celle de l'intensité lumineuse, celle de la décomposition et enfin celle de l'effet calorifique, nous nous persuadons qu'il n'y a aucun rapport entre l'éclat de la lumière et la décomposition de l'acide carbonique, mais qu'on peut entrevoir un rapport entre cette dernière et l'effet calorifique des radiations. C'est ce dernier fait que je considérais comme le plus important; car il était plus conforme à toutes les notions acquises en chimie et en physique d'attribuer la décomposition de l'acide carbonique à la faculté calorifique des radiations plutôt qu'à leur éclat lumineux, qui n'est après tout qu'une impression subjective de l'organe de la vision. C'est précisément en partant de ce principe que j'ai été amené à douter de l'exactitude des expériences de M. Draper, et ces doutes, comme nous venons de le voir, se sont confirmés par l'expérience. Mais je ne me suis pas arrêté là; j'ai trouvé, j'ai démontré la source de l'erreur de M. Draper, et c'est le point le plus important de la discussion, d'autant plus que les physiologistes allemands persistent à ne pas vouloir admettre toute la portée de ma critique. Le reproche que je faisais à M. Draper s'applique tout aussi bien aux recherches de M. Pfeffer, de M. N. Müller et, comme nous allons voir, à plus forte raison aux recherches les plus récentes, celles qui viennent pour ainsi dire de paraître, aux recherches de M. Reinke.

Pour expliquer la source de l'erreur commune à toutes ces recherches, j'entre pour un instant dans quelques détails techniques, car de la connaissance de ces détails dépend la solution du problème qui nous intéresse.

Pour que les recherches entreprises dans un spectre puissent atteindre quelque degré de précision, il faut que le spectre soit pur; or un spectre ne peut être considéré comme tel qu'autant que la fente qui le produit ne dépasse pas une

certaine largeur. Une expérience bien simple va nous démontrer tout à l'heure ce fait, le plus important dans la discussion du phénomène en question.

Voici (fig. 1) un spectre obtenu au moyen d'une fente étroite. On juge de la pureté d'un spectre par la présence des raies de Frauenhofer D si on dispose de la lumière solaire, par la présence des bandes d'absorption d'une substance quelconque si la lumière est artificielle. Nous allons nous servir à cet effet de la chlorophylle. Voici ce qu'on appelle la bande d'absorption caractéristique de la chlorophylle et en même temps voici la preuve que notre spectre peut être considéré comme pur (fig. 1, I en haut). A présent, élargissons la moitié de notre fente qui est double. Nous voyons la moitié de notre spectre s'étaler en une image spectrale plus large et dont l'éclat est beaucoup plus considérable. En même temps, nous voyons la bande d'absorption se déplacer et devenir de plus en plus diffuse au point de s'effacer (fig. 1, I en bas). C'est un spectre impur. Cette impureté provient de ce que les différents rayons se superposent, empiètent les uns sur les autres. En effet, la région J nous paraît être jaune; mais il est facile de voir qu'avec le même droit nous pourrions l'appeler rouge, car, si l'on interpose sur le parcours du faisceau lumineux un verre rouge, on voit que, tandis que dans le spectre pur la partie jaune disparaît avec le reste (fig. 1, II en haut), dans le spectre impur cette partie qui était tout à l'heure jaune est devenue rouge (fig. 1, II en bas). Il est évident que dans cette région jaune d'un spectre impur, il y a de la lumière rouge. De la même manière, j'aurais pu montrer que ce jaune contient de la lumière verte, qu'en somme il est de toutes les couleurs. Il est évident qu'en expérimentant dans un spectre pareil, on est presque certain de trouver le maximum de tous

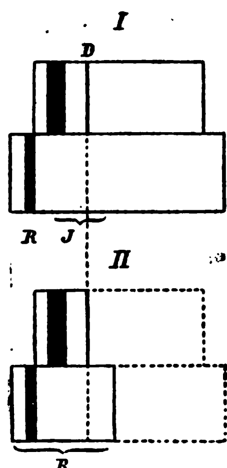


Fig. 1.

les phénomènes imaginables dans cette région du spectre, parce que, strictement parlant, ce n'est pas de la lumière jaune que nous avons là, mais de la lumière blanche légèrement teinte en jaune.

Telle est l'explication de l'erreur où est tômbé M. Draper il y a quarante ans, telle est la raison que j'ai donnée en 1869 pour nier l'exactitude de ses expériences et par suite de ses conclusions. Mais malheureusement jusqu'à ce jour je n'ai pas réussi à faire comprendre cette objection. En effet, voici quelle a été la suite de ma critique : en 1871, M. Pfeffer emploie une fente de 3 millimètres; en 1877, M. N. Müller lui donne la largeur de 6 millimètres; enfin, en 1884, M. Reinke lui donne la largeur d'un centimètre. Par suite de cet étrange *crescendo*, que je ne saurais comprendre, le travail le plus récent, celui de M. Reinke, est celui qui inspire le moins de confiance, car il a été fait dans un spectre pareil à celui dont on vient de voir l'impureté.

Mais, demandera-t-on, quelle a été la raison qui poussait des savants aussi distingués à faire des expériences dans un spectre qui était aussi impur? C'est qu'un spectre impur a plus d'éclat, son intensité est plus grande. Quand mon savant ami le professeur N. Müller, dans son premier mémoire, a essayé d'expérimenter avec un spectre pur, il a échoué; il n'a pas pu constater d'une manière directe la décomposition de l'acide carbonique, la lumière n'étant pas assez intense, de sorte que dans son second mémoire il s'est vu obligé de renoncer à un spectre pur, de revenir à une fente large et par suite de retomber dans l'erreur de M. Draper.

L'expérimentateur, comme l'on voit, se trouve placé entre les deux difficultés suivantes : s'il rétrécit la fente afin d'obtenir un spectre pur, il affaiblit la lumière au point de rendre l'expérience impossible; si, par contre, il ouvre largement la fente afin d'admettre plus de lumière, il rend l'expérience inutile, car on ne saurait en déduire aucune conclusion valable, vu l'extrême impureté du spectre.

Dans mon second travail, j'ai été assez heureux pour arriver

à éviter ces deux obstacles par l'expédient suivant. Pour obenir une lumière plus intense, il suffirait de diminuer les dimensions du spectre, mais dans ce cas les surfaces vertes des feuilles deviendraient aussi très petites et par conséquent les quantités d'acide carbonique décomposées deviendraient si minimes qu'elles échapperaient aux moyens d'analyse que la chimie mettait à la disposition du physiologiste.

Ce n'était donc qu'en perfectionnant les méthodes d'analyse des gaz qu'on pouvait résoudre la question. Quelques mots suffiront pour rappeler l'idée générale des moyens que j'ai employés à cet effet. Les mélanges gazeux, exposés devant le spectre dans des éprouvettes assez larges pour pouvoir contenir des surfaces de feuilles suffisantes, étaient transportés au moyen d'un transvaseur de forme spéciale dans un eudiomètre dont le col rétréci permettait de mesurer et d'analyser les gaz avec un degré de précision jusque-là inconnu dans la chimie. Grâce à cette méthode, je suis parvenu pour la première fois à une mesure directe des quantités d'acide carbonique décomposées par les parties vertes dans un spectre pur.

Mais quelle était la question qu'il s'agissait de résoudre cette fois-ci? Nous avons vu que la théorie de M. Draper, adoptée par M. Sachs et M. Pfeffer, se trouvant en défaut et pouvant être expliquée par une erreur d'expérimentation, il fallait chercher une explication plus rationnelle du phénomène. La question se présentait sous un aspect tout nouveau, grâce à une idée féconde introduite dans la discussion par M. Jamin et dont M. Lommel est devenu le défenseur éloquent en attirant sur elle l'attention générale. Les recherches de W. Herschel et de Miss Somerville ayant démontré l'existence de cette loi générale que l'effet chimique provoqué par la lumière est dû aux rayons absorbés par la substance qui se décompose, il était tout naturel de supposer que la décomposition de l'acide carbonique était due aux rayons absorbés par la chlorophylle : on obtenait de cette manière l'explication du rôle si important que joue cette substance dans l'économie végétale. Afin de se munir des matériaux nécessaires à la dis-

cussion de cette nouvelle hypothèse, qui trouvait du reste un point d'appui dans le fait établi par mes recherches précédentes, j'entrepris une étude détaillée sur les propriétés optiques de la chlorophylle, étude résumée dans un petit opuscule qui remonte à l'année 1871. Je donnais ici pour la première fois un moyen simple de se procurer, au lieu d'un spectre plus ou moins arbitraire, un spectrogramme complet, c'est-à-dire l'expression de la loi de l'absorption de la lumière par cette substance. Cette méthode est généralement attribuée à M. Pringsheim, qui ne l'a adoptée que cinq ou six années plus tard. Depuis, j'ai arrangé plusieurs appareils à cet effet; le plus parfait était celui-ci (fig. 2), qui se compose de deux petites cuves cunéiformes, dont une contient la solution de chlorophylle et l'autre le dissolvant. Au moyen de cet appareil, on obtient directement le spectrogramme de la chlorophylle que représente la figure 3 (ligne ponctuée *chl*).

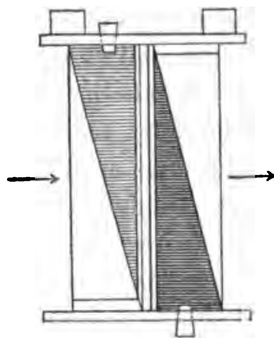


Fig. 2.

Le résultat principal de ce travail était la découverte de deux principes immédiats de la chlorophylle : la matière verte, la *chlorophylline*, et la matière jaune, la *xanthophylle*. Les spectres superposés de ces deux substances reconstituent le spectre de la chlorophylle ; on obtenait pour la première fois la preuve qu'on avait là les vrais principes immédiats de la chlorophylle. Ces deux substances, ou plutôt leurs dérivés, ou des mélanges plus ou moins impurs, ont été depuis redécou-

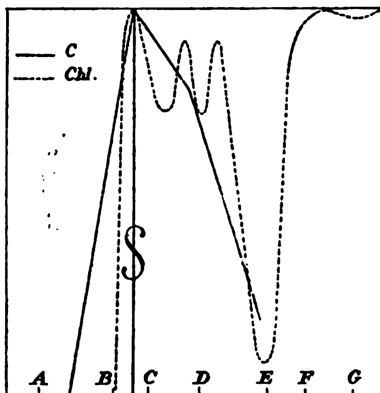


Fig. 3.

verts plusieurs fois par MM. Kraus, Fremy, Sachse, Tschirch et tout récemment par M. Hansen. Comme seconde conséquence de mes recherches, j'indiquerai la constatation du fait que la chlorophylle de l'organisme vivant présente un spectre identique à celui de ses dissolutions. Je suis arrivé à ce résultat en me servant d'un appareil microspectral dont j'ai donné la description détaillée dans les actes du Congrès de Botanique tenu à Florence; maintenant cet appareil est plus généralement connu sous le nom d'appareil microspectral de M. Engelmann. Quelques années plus tard, j'ai trouvé une démonstration expérimentale de la différence qui existe entre le spectre des feuilles et celui des dissolutions, en montrant un moyen fort simple d'apporter dans ce dernier la déformation qui caractérise le spectre des feuilles. Il s'agissait seulement d'imiter le phénomène présenté par les feuilles, en admettant dans la fente du spectroscope un mélange de lumière ayant traversé une couche de chlorophylle et de la lumière blanche; un pareil spectre se trouvait être identique au spectre des feuilles. Nous voyons, d'après ce qui vient d'être dit, que c'est le spectre des dissolutions qui est pareil au spectre des grains de chlorophylle vus au microscope, et non pas le spectre des feuilles, qui s'en écarte sensiblement. La constatation de ce fait, comme nous allons voir, présente de l'importance, des assertions contraires venant d'être émises par M. Reinke.

Connaissant la loi de l'absorption de la lumière par la chlorophylle, possédant la méthode nécessaire pour analyser les gaz, je me trouvais en état d'aborder la question de savoir s'il existe un rapport entre cette absorption et la décomposition de l'acide carbonique. Mes expériences démontrent l'existence de ce rapport d'une manière évidente. Un seul regard sur la figure 3, qui représente la courbe de la décomposition (*c*) et le spectre de la chlorophylle (*chl*) superposés, suffit pour rendre évidentes, non seulement une coïncidence entre la position des deux maxima, mais l'existence d'un rapport quantitatif entre le phénomène de l'absorption et le phénomène chimique, entre les propriétés optiques de la

chlorophylle et la décomposition de l'acide carbonique (1).

Il serait difficile de trouver dans tout le domaine de la physiologie végétale un fait plus nettement, plus strictement confirmé par l'expérience ; je pourrais en citer bien d'autres qui le sont beaucoup moins, mais que néanmoins on considère comme étant parfaitement établis. Mais malgré l'évidence des résultats, malgré la précision de la méthode, mes recherches sont restées durant de longues années pour ainsi dire en dehors du courant général de la science. Il fut un temps, qui n'est pas très éloigné, où l'un de mes collègues pouvait m'adresser ce compliment un peu équivoque : « Vous devez vous flatter d'être le seul botaniste au monde qui persiste à admettre l'existence de cette relation entre la décomposition de l'acide carbonique et les propriétés optiques de la chlorophylle. » Et il avait parfaitement raison.

Ces idées, dont j'ai été longtemps le seul défenseur, sont aujourd'hui admises par presque tous. Grâce à l'accueil que mes recherches ont trouvé de la part des physiologistes français, grâce surtout, je le crois, à l'opinion favorable exprimée par M. Van Tieghem dans son *Traité de Botanique*, la manière de voir des botanistes semble avoir changé. Deux savants distingués, M. Engelmann et M. Reinke, sont arrivés par leurs recherches à appuyer les faits que je croyais avoir mis hors de doute. Malheureusement, ce n'est que sous toute réserve que je puis accepter le secours de ces nouveaux alliés. Et voici mes raisons. M. Engelmann a fait ses expériences au moyen d'un appareil microspectroscopique, en se servant d'une méthode nouvelle pour évaluer les quantités d'oxygène, qui atteindrait un degré de sensibilité presque chimérique. Cette méthode des bactéries est trop connue pour qu'il soit nécessaire de la décrire. C'est une méthode ingénieuse, j'en conviens, mais elle est loin d'être précise, étant une méthode indirecte, et ce qui pis est, elle présente une source d'erreur constante et qui semble avoir échappé à M. Engelmann. Un corps coloré,

(1) Les deux courbes de la figure 3 sont rapportées à l'échelle du spectre normal.

exposé à la lumière dans un liquide incolore, s'échauffe précisément dans les rayons qu'il absorbe et devient ainsi un centre de courants de conversion qui attirent, aspirent, pour ainsi dire, les corpuscules flottants dans le liquide et par conséquent ces bactéries qui pullulent tout autour. Cette cause d'erreur est toujours présente; elle agit toujours dans le même sens et avec une intensité proportionnelle à ce dégagement présumé de l'oxygène, de sorte que l'observateur reste toujours indécis, ne sachant s'il ne doit pas attribuer le phénomène observé en totalité, ou en partie du moins, à cette cause perturbatrice. C'est peut-être à cette cause étrangère au phénomène qu'on doit attribuer tous les faits nouveaux découverts par M. Engelmann et qui sont en désaccord avec les résultats des expériences directes. Tels sont l'émission de l'oxygène par la xanthophylle des feuilles étiolées, l'émission de l'oxygène par des grains de chlorophylle en dehors de la cellule, l'existence d'un second maximum dans la région bleue du spectre et enfin le rôle des pigments autres que la chlorophylle. Tant que ces faits curieux ne seront pas confirmés par des méthodes directes, on ne pourra pas les considérer comme démontrés. C'est le sort de toutes les méthodes indirectes de n'inspirer la confiance que tant que leurs résultats sont confirmés par des méthodes directes, et c'est ce que M. Engelmann a été le premier à sentir. Dès le début de ses recherches, il a vu que le maximum se trouvait dans la région rouge du spectre, mais il n'a pas cru au témoignage de ses propres yeux, tant qu'il lui semblait que ce fait était en désaccord avec d'autres faits qu'il considérait comme étant parfaitement établis (*Bot. Zeitung*, 1881, p. 447). Je le répète, la méthode est ingénieuse, elle est élégante, mais elle manque de précision; pour ma part, je m'abstiendrai de m'en servir, car je persiste à croire que les questions de chimie ne peuvent être traitées que par des méthodes chimiques.

En passant aux recherches de M. Reinke, la seule considération de l'extrême impureté de son spectre pourrait suffire pour me dispenser d'entrer dans des détails; mais les re-

marques suivantes serviront à élucider mon point de vue sur ces recherches, les plus récentes et qui semblent avoir produit une certaine sensation dans le monde scientifique. M. Reinke s'est servi pour ses expériences d'une méthode qu'il considère comme parfaitement nouvelle, mais qui en effet n'est rien moins que nouvelle, car elle est d'un usage général en physique et elle a été même appliquée à la physiologie végétale par M. Paul Bert. Comme nous allons le voir, la méthode est bonne, mais toujours à condition d'employer un spectre pur, et nous avons pu juger de la pureté du spectre dont s'est servi M. Reinke. M. Reinke résume les résultats de ses expériences par des courbes qu'il rapporte à un spectre normal; seulement, l'échelle de ses figures s'applique à un spectre tout autre que celui dans lequel se faisait l'expérience. En effet, il disposait sa plante dans une certaine région d'un spectre pur, pour lequel il avait construit son échelle, et ensuite il élargissait la fente. Il appelle l'attention du lecteur sur le fait que la plante restait sur place. C'est vrai, la plante ne bougeait pas, mais c'est le spectre qui se déplaçait quand il ouvrait la fente, comme il est facile de s'en convaincre par l'examen de notre figure 1 (I et II). Les deux spectres, celui dans lequel il faisait l'expérience et celui auquel il rapporte les résultats, n'ont que cela de commun que l'expérimentateur les a vus le même jour dans la même chambre; par suite, nous restons dans une ignorance parfaite au sujet de la partie du spectre où se trouvait en réalité le maximum de la décomposition (1). Nous pouvons présumer qu'il devait se trouver dans le jaune, comme dans les expériences de M. Pfeffer et de M. Draper, en général dans toutes les expériences faites dans un spectre impur. M. Reinke, il est vrai, fixe la position du maximum dans le rouge, mais le choix de ce point est parfaitement arbitraire, les deux spectres, comme nous venons de le dire, celui dans lequel il expérimentait et celui auquel il rapporte les résultats,

(1) En effet, que penserait-on d'un physicien qui prétendrait avoir mesuré les longueurs d'ondes dans un spectre obtenu au moyen d'une fente de *un centimètre* de largeur?

n'ayant rien de commun. En effet, le point maximum ne correspondait pas à la bande d'absorption de la chlorophylle (dans les dessins de M. Reinke il est placé dans le rouge extrême). M. Reinke tâche d'expliquer ce résultat inattendu en admettant l'existence d'un rapport avec le spectre des feuilles. Mais comme nous avons vu plus haut que le spectre des feuilles n'est pas le vrai spectre de la chlorophylle vivante, que c'est un spectre qui est défiguré par l'admission de la lumière blanche, nous arrivons à cette curieuse conclusion que les recherches de M. Reinke tendent à prouver l'existence d'un rapport entre le phénomène de décomposition de l'acide carbonique et les propriétés optiques d'un corps qui n'existe pas dans la nature. Si, dans la partie optique de son travail, M. Reinke est retombé dans l'erreur de M. Draper, pour la partie chimique, il s'est résigné à l'emploi de la vieille méthode; il se contentait, en effet, de compter les bulles de gaz. Plus que tout autre, M. Reinke aurait dû s'abstenir de l'emploi de cette méthode. Dans son excellent *Petit Traité de Botanique*, il insiste sur l'importance du choix de l'unité dans toutes les recherches de physiologie expérimentale. Mais il est évident que la plus mauvaise unité est celle qui n'est pas constante, et c'est précisément ce qui a lieu pour ces bulles de gaz dont les dimensions et la teneur en oxygène sont des inconnues variables. En somme, tant au point de vue des méthodes optiques qu'au point de vue des procédés chimiques, ce travail le plus récent se trouve être le moins parfait.

Les difficultés qu'ont éprouvées les deux savants distingués qui m'ont succédé dans ces recherches m'inspirent aujourd'hui plus que jamais la confiance dans la justesse de la méthode que j'avais adoptée. Expérimenter dans un spectre pur et prêter toute son attention au perfectionnement des méthodes gazométriques, tel est en effet, je crois, le seul moyen pour arriver à des résultats certains. La méthode que j'employais ne laissait rien à désirer sous le rapport de la précision, mais elle était un peu compliquée; elle exigeait surtout des appareils coûteux, tels qu'un héliostat à mouvement d'horloge-

rie, elle exigeait des conditions qu'il n'est pas facile de rencontrer en toute saison, comme par exemple une insolation continue de six à huit heures; toutes ces difficultés pourraient peut-être faire comprendre pourquoi mes successeurs dans ces recherches ont préféré chercher des chemins plus courts, mais moins sûrs.

Je suis heureux de pouvoir présenter aux physiologistes une méthode nouvelle qui m'a rendu des services et qui répond à toutes les exigences d'une méthode précise et en même temps facile. C'est une modification de la méthode des bulles de gaz, rendue plus précise. Je suis arrivé à perfectionner cette méthode en parvenant à mesurer et faire l'analyse complète des bulles de gaz dont les dimensions ne dépassent pas la grosseur d'une tête d'épingle. Un seul mot suffira pour faire comprendre comment j'arrive à ce résultat, qui semble au premier abord surprenant. Mon eudiomètre se compose d'un tube thermométrique; cette considération seule suffit pour faire comprendre le degré de sensibilité dont la méthode est susceptible. En effet, la plus petite quantité de gaz que je suis en état de mesurer avec facilité dans mon nouvel appareil ne dépasse pas $\frac{1}{100000}$ de centimètre cube ou, si on veut, la cent millionième partie d'un gramme. La quantité de gaz dégagé par une feuille de *Potamogeton* ou par une petite branche d'*Elodea* dans l'intervalle de quinze secondes suffit pour une analyse complète.

Voici ce petit appareil, dont le jeu du reste est bien simple (fig. 4). Un tube thermométrique, évasé en entonnoir à sa partie inférieure, se recourbe deux fois et se termine en haut par une partie évasée pareille à la première (fig. 4, I). L'orifice supérieur de l'appareil porte un tube en caoutchouc, bouché par un petit bout de baguette de verre qui joue le rôle de piston, pouvant aspirer et refouler l'eau qui remplit toutes les parties de l'eudiomètre, de même que la petite cuve sur les bords de laquelle il repose. Le tube eudiométrique est attaché à l'échelle gravée sur verre au moyen de deux petits freins en métal (fig. 4, I et II). Supposons qu'une bulle d'air, comme

je viens de le dire, de la grosseur d'une tête d'épingle, ait été introduite sous l'entonnoir de l'eudiomètre (*b*); en faisant jouer le piston, on l'engage dans le tube capillaire où elle prend les dimensions de cette colonne (*a*), dont on mesure la longueur en faisant la lecture aux deux bouts. Une légère pression sur le piston suffit pour chasser de nouveau la bulle dans l'entonnoir (*b*). Cette fois-ci, elle est reprise par une pipette (munie, de même que l'eudiomètre, d'un petit piston) dont on engage le bec sous l'entonnoir (fig. 4, III, *de*). La pipette contient une solution de pyrogallate qui sert à absorber l'oxygène. Le temps que la bulle de gaz prend pour parcourir ce tube recourbé (*d*) suffit généralement pour que l'absorption de l'oxygène soit complète; on s'en aperçoit par la coloration brune que prend le réactif au contact de la

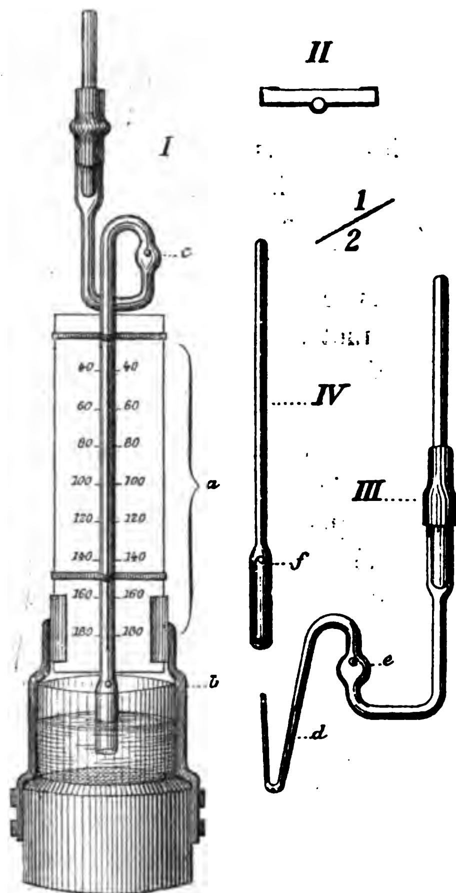


Fig. 4.

bulle de gaz, tant qu'elle contient de l'oxygène. Quand on juge que l'absorption est complète, on engage de nouveau le bout de la pipette sous l'entonnoir de l'eudiomètre, on presse par ici, on aspire par là, et la bulle se trouve encore une fois engagée dans le tube capillaire (fig. 4, I, *a*). Cette fois-ci, c'est de l'azote. La différence entre le volume initial et le volume de

l'azote restant nous représente la quantité d'oxygène. Toute l'analyse ne dure pas plus de deux minutes.

Grâce à la rapidité de toutes les opérations, les corrections qui se rapportent à la température et à la pression barométrique sont négligeables, et en général la méthode présente tout le degré de précision qu'on peut réclamer de ce genre de recherches. Voici du reste quelques chiffres qui serviront à nous montrer le degré de confiance que peut inspirer cette méthode. Sur ce petit tableau, nous voyons les résultats numériques de cinq analyses d'air atmosphérique, faites en dix minutes. Placée en regard se trouve la moyenne de la composition de l'air d'après M. Bunsen.

OXYGÈNE DE L'AIR.

Analyse de M. Bunsen.	Analyse micro-eudiométrique.	
	21,1 0/0	+ 0,2
	20,8 0/0	— 0,1
20,9 0/0	20,9 0/0	
	20,8 0/0	— 0,1
	20,9 0/0	

On voit que ces chiffres concordent avec les chiffres de M. Bunsen, à quelques millièmes près.

Cette méthode présente encore un grand avantage. Malgré ou plutôt grâce aux dimensions si minimes de l'appareil, toutes les opérations : le dégagement des bulles de gaz par les plantes vivantes, la prise des échantillons de gaz et enfin toute la marche de l'analyse de ces petites bulles peuvent être rendus visibles à tout un auditoire au moyen d'un appareil de projection, comme je le faisais à mes conférences à Moscou, où j'avais à ma disposition la lumière électrique.

Grâce à cette méthode nouvelle, qu'on pourrait qualifier de méthode *micro-eudiométrique*, les expériences sur la décomposition de l'acide carbonique par les plantes aquatiques sont rendues d'une simplicité qui ne laisse rien à désirer. Une expérience dans le spectre, qui réclamait des heures entières d'in-

solation, n'exige que dix minutes, un quart d'heure au plus. A la rigueur, on peut se passer de l'héliostat, un porte-lumière ordinaire pouvant suffire.

Pour recueillir les gaz dégagés par la plante aquatique, par exemple, une branche d'*Elodea*, qu'on promène par les différentes régions du spectre dans une petite éprouvette à pied, j'engage le bout de la branche sous une petite cloche qui n'est qu'une spatule en verre évasée dans sa partie inférieure (fig. 4, IV). Par suite des dimensions capillaires de l'appareil, l'eau est retenue dans l'entonnoir et on peut facilement au moment voulu enlever la bulle de gaz, la transporter sur la cuve pour procéder à l'analyse, en attendant qu'on remette la spatule à sa place pour recueillir une nouvelle portion de gaz. C'est là une véritable pince à gaz qui nous permet d'enlever et de transporter ces petites bulles avec la même facilité que l'on saisit et l'on transporte au moyen de pinces des corps solides.

Bien avant de posséder cet appareil, j'ai eu maintes fois l'occasion de me convaincre que, malgré l'assertion contraire de M. Pfeffer, la position du maximum de dégagement des bulles de gaz par l'*Elodea* dans un spectre pur correspond parfaitement à la bande d'absorption de la chlorophylle; mais je ne faisais aucun cas de cette observation, tant que je ne possédais pas le moyen de mesurer et d'analyser ces bulles de gaz. Il suffira de dire que mes expériences nouvelles, comme du reste on devait s'y attendre, ont confirmé en tout point mes expériences antérieures en prouvant une coïncidence parfaite entre l'absorption de la lumière par la chlorophylle et son action sur l'acide carbonique (1).

Il serait du reste difficile de nier le fait que les radiations

(1) MM. Gaston Bonnier et L. Mangin, partant des résultats de leurs recherches récentes sur la respiration des plantes, ont invoqué depuis la nécessité d'introduire un nouvel élément de calcul dans la discussion des résultats acquis au sujet de l'assimilation chlorophyllienne — vu l'action différente des différentes radiations sur la respiration. Mais il est facile de se convaincre, en se basant sur les chiffres de ces habiles expérimentateurs, que la correction à faire ne saurait modifier essentiellement les résultats obtenus.

qui provoquent le phénomène de décomposition doivent être, d'une manière ou d'une autre, absorbées par les parties vertes des végétaux. Admettre le contraire, ce serait admettre qu'il y aurait du travail produit sans dépense correspondante d'énergie, c'est-à-dire arriver à nier le principe de la conservation de l'énergie.

Mais si l'on persiste à ne vouloir pas admettre que la décomposition de l'acide carbonique est due aux radiations absorbées par la chlorophylle, on doit s'attendre à ce que le phénomène chimique soit accompagné d'une absorption de lumière spéciale, ce qui n'aurait pas manqué d'attirer l'attention des physiologistes; mais on sait bien que l'on n'a jamais pu constater rien de pareil. C'est ce qu'ont compris les défenseurs de la théorie de Draper, M. Pfeffer et M. Pringsheim. Afin d'éluder cette contradiction, ils se sont vus obligés de persuader à leurs lecteurs que la fraction de l'énergie solaire emmagasinée par la plante est si minime, si infiniment petite, que son absorption échappe nécessairement à l'observation la plus précise.

Quoique l'assertion fût parfaitement gratuite, ne se basât sur aucune donnée numérique, je me suis donné beaucoup de peine pour démontrer qu'elle était fausse. Au moyen d'une pile thermo-électrique d'une forme spécialement adaptée aux exigences de ces recherches, je suis parvenu à une mesure exacte de la quantité de l'énergie solaire absorbée par la chlorophylle d'une feuille, et en la comparant à la quantité de l'énergie emmagasinée dans le phénomène chimique, j'ai pu constater que cette dernière fraction, bien loin d'être infiniment petite, comme l'exigeait la supposition arbitraire de MM. Pfeffer et Pringsheim, pouvait monter à 20 pour 100, même à 40 pour 100 de l'énergie totale absorbée par la chlorophylle. Il est évident qu'un surcroît d'absorption pareil n'aurait pas échappé à l'observation la plus superficielle.

Ainsi, il n'est plus douteux que la décomposition de l'acide carbonique est due aux radiations absorbées par la chlorophylle. Mes expériences, contre lesquelles, malgré un désir

évident, on n'a pas pu durant dix années avancer une seule objection, le prouvent d'une manière incontestable. Avec ce petit appareil, je place entre les mains des botanistes un moyen sûr et facile de s'en convaincre.

Mais si l'on ne doit plus douter du fait que la décomposition de l'acide carbonique est due aux radiations absorbées par la chlorophylle, si nous entrevoyons là le lien principal qui unit si intimement la production de ce phénomène à la présence de cette substance, ne serions-nous pas tentés de donner une explication rationnelle à ce fait empirique? Les progrès récents de la photochimie viennent jeter une vive lumière sur la nature intime de ce lien qui unit la présence de la chlorophylle à la production du phénomène chimique. Mais quel est d'abord le fait qui réclame notre explication? La lumière absorbée par une substance, la chlorophylle, provoque la décomposition d'une autre substance, l'acide carbonique. On se demande naturellement si la photochimie nous présente des faits analogues? En effet, les recherches de M. Vogel, de M. Becquerel et de M. Abney ont enrichi la photographie de toute une catégorie de faits parfaitement analogues. Il résulte de toutes ces recherches que certaines substances — on leur a donné le nom de *sensibilisateurs* — possèdent la propriété d'absorber la lumière et de transporter le mouvement de leurs molécules sur les molécules d'une autre substance en provoquant sa décomposition. La chlorophylle semble rentrer dans la catégorie de ces substances sensibilisatrices. M. Becquerel l'a démontré par l'expérience suivante. Si l'on projette sur une plaque photographique l'image d'un spectre, on s'aperçoit bientôt que la lumière rouge ne produit pas d'impression et nous savons pourquoi; c'est parce que les rayons rouges ne sont pas absorbés par l'iodure d'argent dont se compose la couche sensible. Mais il suffit d'ajouter au collodion quelques gouttes de chlorophylle pour voir apparaître dans la partie rouge l'impression de la bande de la chlorophylle. Les photographies du spectre de la chlorophylle ainsi obtenues, que M. Becquerel a eu l'obligeance de me montrer, ne laissent rien

à désirer. Il était donc tout naturel d'admettre, comme je l'ai fait en 1875, que la chlorophylle de la plante vivante procède de la même manière, c'est-à-dire qu'elle absorbe les rayons solaires et transmet l'énergie de ses vibrations aux molécules de l'acide carbonique, qui ne saurait être affecté directement par ces mêmes vibrations, étant un gaz incolore.

La théorie des sensibilisateurs a fait des progrès depuis. M. Abney admet comme règle générale que, pour jouer le rôle de sensibilisateur, il ne suffit pas qu'une substance absorbe certains rayons, il faut encore qu'elle se décompose à elle seule dans ces mêmes régions du spectre qu'elle absorbe. Ce n'est qu'en se décomposant qu'un sensibilisateur provoque la décomposition. Pour employer une expression plus familière, un sensibilisateur est généralement une matière colorante qui déteint à la lumière. Il était donc intéressant de rechercher si la chlorophylle rentre sous ce rapport aussi dans la catégorie des substances sensibilisatrices, si elle se décompose dans ces rayons mêmes qu'elle absorbe et qui provoquent la décomposition de l'acide carbonique. La décoloration des solutions ou bien du papier teint par la chlorophylle sous l'influence de la lumière est connue depuis Sénebier. Il est facile de préparer des échantillons de cette photographie à la chlorophylle. Mais jusqu'à ces derniers temps on admettait généralement, en partant toujours de la théorie de M. Draper, que cette décoloration de la chlorophylle a lieu, non pas (comme l'exige la théorie des sensibilisateurs) dans les rayons absorbés par cette substance, mais dans les rayons jaunes et verts. Il existait pourtant dans la littérature des indications qui rendaient cette opinion plus que suspecte et voilà pourquoi j'ai cru nécessaire, l'été passé, de soumettre la question à une épreuve directe. Il s'agissait de reconnaître si la décoloration de la chlorophylle se trouve affectée par les rayons mêmes qui décomposent l'acide carbonique. Je me suis arrêté sur la méthode dont il a été déjà question; cette méthode, employée pour la première fois par M. Paul Bert, a été adoptée depuis par M. Reinke. Je me suis servi à cet effet d'un appareil plus

perfectionné que j'ai trouvé dans le catalogue de M. Dubosq. L'image d'un spectre bien pur est reçue sur une plaque de verre au revers de laquelle est collé un prisme d'un angle réfringent très petit, et à quelque distance de là, sur le même support, se trouve une lentille cylindrique. Grâce à cette disposition, un faisceau de lumière, décomposé d'abord en un spectre, est recomposéen deux faisceaux colorés de lumière complémentaire qu'on peut faire varier à volonté. On obtient ainsi deux images colorées : jaune et bleue, rouge et verte, violette et jaune verdâtre. La méthode présente cet avantage que la lumière, au lieu d'être étalée en un spectre, est réunie en deux images focales très intenses. Dans ces espaces éclairés, on exposait tour à tour tantôt une éprouvette contenant la branche d'*Elodea* dont on recueillait et analysait les gaz au moyen de la méthode *micro-eudiométrique*, tantôt une plaque de verre couverte d'une couche de collodion additionnée de chlorophylle, et on notait la différence des impressions photographiques produites par l'effet simultané des deux images focales sur la couche sensible. Dix minutes d'exposition suffisaient généralement pour obtenir d'un côté les impressions photographiques, de l'autre les quantités de gaz nécessaires pour une analyse. J'avais beau varier la composition de la lumière des deux images focales, le maximum des deux effets, de l'effet photographique et de l'effet physiologique, se trouvaient être toujours du même côté. Par exemple, quand je comparais l'effet de la lumière rouge et celui de la lumière jaune, les deux maxima se trouvaient dans le rouge. De toutes ces expériences, il ressort que, contrairement à l'opinion courante, c'est la lumière absorbée par la chlorophylle qui la décompose, de même qu'elle décompose l'acide carbonique.

Ces expériences prouvent d'une manière bien nette que, sous ce rapport aussi, la chlorophylle présente une analogie complète avec les substances sensibilisatrices. On pourrait objecter que la chlorophylle vivante ne se comporte pas de la même manière, qu'elle n'est pas décolorée par la lumière. Mais on peut répondre à cette objection par la supposition

que la chlorophylle, tant qu'elle fonctionne, est régénérée à mesure qu'elle se décompose. Cette manière de voir, que j'ai proposée en 1871, trouve sa confirmation dans les expériences de M. Bataline et surtout dans les recherches de M. Wiesner. Cette régénération du pigment vert ne resterait du reste pas sans analogie dans la nature; le pourpre visuel présente, comme on le sait, le même phénomène de destruction et de régénération simultanées. Le rôle de la chlorophylle ne se présente donc plus à notre esprit comme un fait isolé. Il rentre dans la catégorie des phénomènes les plus généraux produits par les sensibilisateurs.

La chlorophylle, ou plutôt la chlorophylline, car c'est à elle seule que revient ce rôle, la xanthophylle étant peu sensible à la lumière comme nous le prouvent suffisamment les teintes automnales du feuillage, la chlorophylline peut être considérée comme un sensibilisateur régénéré à mesure qu'il se décompose, et qui provoque, en éprouvant une décomposition partielle, la décomposition de l'acide carbonique.

Arrivés à ce point de la discussion, ayant établi le fait principal que c'est dans les propriétés optiques de la chlorophylle, dans l'absorption élective qu'elle exerce sur certaines radiations, que réside le rôle de cette substance, nous sommes tentés de pousser notre recherche plus loin, d'entrer plus avant dans l'analyse de ce phénomène. Une question nouvelle se présente tout naturellement à notre esprit. Ces radiations rouges, que la chlorophylle absorbe, qu'elle transforme définitivement en travail chimique, se distinguent-elles des autres radiations par quelques propriétés qui les rendraient exclusivement aptes à provoquer ce phénomène? Nous avons vu que telle a été la question que je me suis posée dès le début de mes recherches.

En discutant les résultats de mes recherches, qui remontent à l'année 1869, j'indiquais déjà la possibilité d'un rapport entre la propriété de la radiation de décomposer l'acide carbonique et son effet calorifique. En effet, ce phénomène de décomposition, ou plutôt de dissociation, étant accompagné d'une absorption de chaleur considérable, il était tout naturel

d'admettre que le phénomène dépendait non pas du pouvoir éclairant, mais du pouvoir calorifique, qui présente l'unique, la vraie mesure directe de l'énergie du rayonnement. Mais quelle est la radiation qui possède la plus grande énergie calorifique, le plus grand pouvoir échauffant? Ce n'est que grâce aux travaux de ces dernières années que nous sommes en état de répondre à cette question si importante.

Tout récemment encore, les physiciens admettaient que les rayons qui possèdent le plus grand effet calorifique se trouvent en dehors de la partie visible du spectre, que ce sont les rayons obscurs infra-rouges. Cette considération seule semblait suffisante pour qu'on rejetât, sans même se donner la peine de la critiquer, cette idée que j'ai émise il y a quinze ans, sur laquelle j'insistais toutes les fois que j'avais l'occasion de revenir sur ce sujet et qui, enfin, vient de recevoir une éclatante confirmation dans les travaux récents des physiciens américains et anglais. Toutes les fois que j'abordais la question, j'insistais sur ce point important que les notions ayant cours sur la distribution de la chaleur dans le spectre se rapportent exclusivement au spectre prismatique, pour lequel l'effet calorifique, dans les différentes régions, dépend non seulement des qualités spécifiques des radiations, mais en même temps de la différence de dispersion — les rayons y étant plus serrés dans la partie obscure, plus clairsemés dans la partie visible. Le seul moyen de parvenir à la connaissance du véritable pouvoir calorifique des radiations était d'étudier la distribution de la chaleur par rapport au spectre normal, et, dans ce cas, ajoutais-je, il se pourrait que le maximum de l'effet calorifique se trouvât précisément dans la partie du spectre qui correspond à la bande d'absorption de la chlorophylle, et où se trouve le maximum de la décomposition de l'acide carbonique.

Ces prévisions, que je formulais d'une manière si catégorique, sont devenues aujourd'hui des réalités; elles se sont confirmées avec un degré de précision vraiment surprenant. Nous allons passer en revue les résultats des dernières recherches de M. Langley et de M. Abney sur la distribution de

la chaleur dans le spectre solaire normal, qui nous mettent, pour la première fois, à même de juger du pouvoir calorifique propre aux différents rayons du spectre solaire. Voici, d'après M. Langley, la distribution de la chaleur dans un spectre normal, l'effet de la dispersion étant, par conséquent, éliminé (fig. 5, *L*). Cette fois-ci, le maximum se trouve être dans la partie visible du spectre, dans le rouge, entre les lignes B et C de Frauenhofer, précisément là où se trouve la bande d'absorption de la chlorophylle et, par suite, le maximum de décomposition de l'acide carbonique. Mais la coïncidence est encore plus frappante d'après les recherches encore plus récentes de M. Abney. Voici la courbe qui résume les résultats des recherches du savant anglais sur la distribution de l'énergie dans le spectre normal (fig. 5, *A*) (1). La position du maximum correspond à la longueur d'onde 0,000666 de millimètre; le milieu de la bande d'absorption de la chlorophylle correspond à la longueur d'onde 0,000664 de millimètre. Pouvait-on s'attendre à une coïncidence plus parfaite?

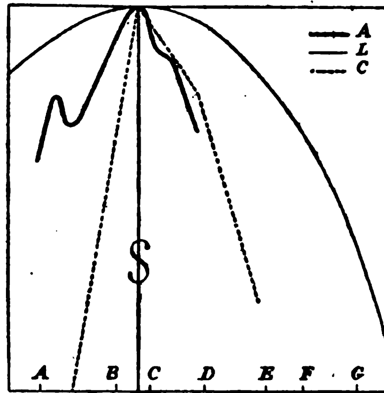


Fig. 5.

Ainsi cette conclusion, à laquelle je suis arrivé en 1869, se trouve parfaitement confirmée; la décomposition de l'acide carbonique, comme on devait s'y attendre au point de vue théorique, est un effet du pouvoir *calorifique*, et non pas du pouvoir *éclairant* du rayon solaire. La plante ne connaît pas de lumière; la lumière n'existe pas pour la plante. C'est une illusion que nous nous faisons en parlant de lumière quand il s'agit de la plante. C'est une erreur de logique que nous commettons en essayant d'étendre un ordre d'idées élaborées

(1) *C* est la ligne *C* de la figure 3. La ligne verticale présente, dans les deux cas, la position du maximum d'absorption de la bande I de la chlorophylle.

par l'étude du phénomène de la vision à une catégorie de phénomènes naturels auquel il ne s'applique plus. Peut-être ferions-nous mieux d'abandonner tout à fait ce terme équivoque de *lumière* tant qu'il s'agit de la vie végétale, de le remplacer par un terme plus précis, celui de radiation calorifique ou simplement de radiation, comme l'a fait, du reste, M. Van Tieghem dans son remarquable *Traité de Botanique*. Ainsi, pour la plante, il n'existe que des radiations, et, de ces radiations, celles qui possèdent le plus grand pouvoir calorifique sont absorbées par la chlorophylle. La chlorophylle n'est pas simplement un absorbant des radiations, un sensibilisateur, c'est le *sensibilisateur* par excellence, car elle absorbe et transforme en travail chimique les radiations solaires qui possèdent la plus grande énergie.

Voici le troisième point, si important pour la théorie de la fonction chlorophyllienne, et qui nous rend compte du rôle si exclusif que joue la chlorophylle dans la nature. La plante a, pour ainsi dire, anticipé sur les découvertes toutes récentes des physiciens, en élaborant, des milliers de siècles avant l'apparition de l'homme, cette substance merveilleuse qui, de toutes les radiations innombrables dont se compose un rayon de soleil, a su choisir précisément celles qui possèdent la plus grande énergie. Ne voyons-nous pas là un des cas les plus frappants de l'adaptation des êtres organisés aux conditions du milieu ambiant? Mais on ne manquera pas de se demander comment la plante est arrivée à ce résultat surprenant. Il se pourrait que les recherches si intéressantes de M. Engelmann sur la physiologie des matières colorantes des Algues jettent un nouveau jour sur ce curieux problème.

Le rôle de la chlorophylle dans le phénomène de la décomposition de l'acide carbonique peut donc être résumé ainsi : elle absorbe les radiations qui possèdent la plus grande énergie et transmet cette énergie aux molécules de l'acide carbonique qui, à elles seules, n'éprouveraient pas de décomposition, étant transparentes pour ces radiations énergiques.

Mais ne pourrions-nous pas faire un pas de plus dans l'analyse de ce phénomène, ne pourrions-nous pas essayer de pénétrer plus avant dans le mécanisme moléculaire de cette action photochimique, ne pourrions-nous pas assigner le pouvoir de décomposer l'acide carbonique à quelque propriété élémentaire des radiations?

Jusqu'à ce jour, l'attention des physiciens s'arrêtait presque exclusivement sur deux propriétés de l'onde lumineuse, sa longueur et sa vitesse de translation. Mais la forme de l'onde dépend encore de son amplitude. Les recherches de M. Langley et de M. Abney, que je viens de citer, nous donnent le moyen d'évaluer les amplitudes relatives des différentes radiations. J'ai fait l'essai d'un calcul pareil. La figure ci-contre (fig. 6), qui résume le résultat de ces calculs, servira pour

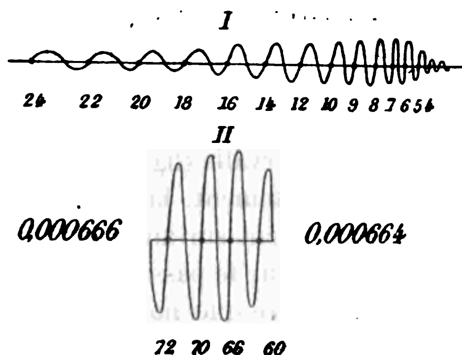


Fig. 6.

fixer nos idées. Nous allons voir que ce résultat est vraiment digne d'intérêt. Commençant par les radiations obscures infra-rouges (fig. 6, *I*, à gauche), l'amplitude ou, pour emprunter une expression au langage familier, la hauteur des vagues, augmente à mesure que nous nous approchons de la partie visible du spectre. Elle atteint son maximum dans le rouge (fig. 6, *I*, 7,6, ce qui correspond aux longueurs d'onde 0,000700 et 0,000600), pour décroître rapidement vers le côté violet et la partie ultra-violette. Cette autre figure

(fig. 6, *II*), présente la forme des ondes lumineuses dans la partie rouge du spectre, d'après les données plus détaillées de M. Abney. Le maximum de l'amplitude correspond à la longueur d'onde de 0,000666; rappelons-nous que c'est à la longueur d'onde 0,000664 de millimètre que correspond le maximum d'absorption de la chlorophylle. Nous arrivons donc à ce résultat important, que ce sont les ondes lumineuses possédant la plus grande amplitude d'oscillation qui sont absorbées avec la plus grande avidité par la chlorophylle.

Mais quelles sont les conséquences que nous pouvons tirer de ce fait? Une comparaison avec un phénomène d'un ordre plus familier nous le fera facilement comprendre. Admettons que la ligne horizontale (fig. 6, *I*) représente la surface d'une mer calme, la ligne onduleuse la surface d'une mer agitée, que les points représentent enfin un navire, et posons-nous la question : dans quelle partie de cet espace agité notre navire court-il le risque de faire naufrage? Évidemment ce ne sera pas là où la mer est houleuse, ce ne sera pas là non plus où la surface n'est que légèrement ridée, mais, sans aucun doute, ce sera dans cet intervalle (fig. 6, *I*, 7,6) où de hautes vagues se succèdent rapidement, lançant le navire en l'air pour le précipiter le moment suivant dans les abîmes. C'est précisément ce qui a lieu sur le passage d'un rayon de soleil au sein de cet océan éthéré que nous ne voyons pas, mais qui est toujours présent aux yeux de l'esprit. C'est précisément dans cette partie du spectre où les vagues atteignent leur plus grande hauteur que la molécule de l'acide carbonique fait naufrage, qu'elle est dissociée sous les coups réitérés des ondes lumineuses.

Nous entrevoyons ainsi le mécanisme intime de ce phénomène. Les molécules de la chlorophylle sont mises en vibration par les ondes lumineuses qui possèdent la plus grande amplitude d'oscillation, et c'est probablement cette qualité élémentaire qui rend la chlorophylle si exclusivement apte à provoquer le plus énergique de tous les effets chimiques de la lumière, cette dissociation de l'acide carbonique, qui est le

point de départ de la vie végétale et la source de tout mouvement vital sur notre planète.

Tels sont les principaux résultats des recherches qui embrassent la période de quinze ans qui vient de s'écouler. Nous sommes encore loin d'une solution définitive, mais on admettra, je l'espère, que nous avons là les éléments d'une théorie scientifique de la fonction chlorophyllienne.

En jetant un regard en arrière sur le chemin parcouru, en face du revirement de l'opinion scientifique qui s'est fait en faveur des idées dont j'ai été durant de longues années le seul défenseur, il me semble que j'ai le droit de dire, en bonne conscience, que j'ai fait tout ce qui était en mon pouvoir pour faire avancer ces idées.

RECHERCHES

SUR LE DÉVELOPPEMENT

DU

SPOROGONE DES HÉPATIQUES

Par M. LECLERC DU SABLON

INTRODUCTION.

Depuis que la découverte de nouveaux modes de reproduction a ajouté un attrait de plus à l'étude des Cryptogames, de nombreux travaux ont été tentés pour confirmer et généraliser les résultats obtenus. Mais l'importance et la difficulté de ces recherches, en concentrant les efforts des botanistes sur un point déterminé, ont détourné par cela même leur attention d'autres phénomènes cependant très intéressants que présente le développement de ces végétaux. C'est ainsi que, tandis que la description des organes sexuels et du premier développement de l'œuf des Hépatiques faisait l'objet de nombreux mémoires, toute la période qui s'étend entre ces premiers développements d'une nouvelle génération et l'état adulte était passée sous silence, ou traitée par les anatomistes d'une façon incomplète, presque évasive. Mon but en entreprenant ce travail a été de combler cette lacune.

Les botanistes qui ont étudié le développement de l'œuf des Hépatiques ont montré qu'après la fécondation il se produisait une série de cloisonnements qui transformaient l'œuf en une masse cellulaire, où ne tardent pas à se différencier : d'une part le tissu qui devait donner naissance aux spores et aux élatères, d'autre part les cellules qui devaient former les parois et le pied du sporogone. C'est au moment où se

produit cette différenciation que j'ai commencé à étudier le sporogone; je l'ai suivi ensuite dans toutes ses transformations, jusqu'à sa maturité complète, et même au delà, alors que ses parois s'ouvrent ou se détruisent pour mettre les spores en liberté.

Je commencerai par résumer dans un aperçu historique les principaux travaux concernant la segmentation de l'œuf et le développement du sporogone. Puis j'exposerai en détail l'histoire de la différenciation des spores, des élatères, des parois et du pied du sporogone chez un certain nombre d'espèces. Dans un troisième chapitre, j'étudierai le sporogone adulte et son mode de déhiscence. Enfin, dans les conclusions, on trouvera une comparaison des différents caractères tirés de la structure et du développement de la génération asexuée.

I

HISTORIQUE.

Le travail de Mirbel (1) sur le *Marchantia polymorpha*, quoique remontant à une époque où les notions sur l'évolution des Muscinées étaient encore bien obscures, mérite cependant d'être cité. C'est en effet dans ce mémoire que pour la première fois on trouve quelques renseignements sur le développement du sporogone. Mirbel avait en effet très bien reconnu l'origine commune des spores et des élatères; c'est depuis cette découverte qu'on dit, sans donner d'autres explications, que certaines cellules du sporogone donnent des élatères et d'autres des spores.

En 1851, Hofmeister publia un grand travail sur le développement des Cryptogames (2). La description des premiers

(1) *Études morphologiques et physiologiques sur le M. polymorpha* (*Mémoires originaux de l'Académie des sciences*, 1827-1832).

(2) *Vergleichende Untersuchungen d. höherer Kryptogamen.* Leipzig, 1851.

cloisonnements de l'œuf des Hépatiques y est faite pour plusieurs espèces, mais le mode de différenciation des cellules du sporogone n'y est pas étudié, et les figures qui se rapportent à un état assez âgé de cet organe ne sont que des schémas destinés à montrer la disposition des spores et des élatères. M. Leitgeb, dans ses nombreux travaux (1) sur les Hépatiques, a spécialement étudié l'appareil végétatif et les organes de la reproduction. Dans un mémoire plus récent (2), il a suivi la formation de la membrane qui entoure les spores et la germination de ces dernières.

Ce sont surtout les travaux de M. Kienitz-Kerloff qui se rapprochent de ceux que j'ai entrepris (3). Cet auteur a suivi les premiers développements du sporogone chez un assez grand nombre d'espèces telles que le *Riccia glauca*, le *Marchantia polymorpha*, le *Pellia epiphylla*, le *Frullania dilatata*, le *Preissia commutata*, le *Grimaldia bifrons*, etc. Il a observé dans tous les cas la transformation de l'œuf unicellulaire en un massif de cellules où les diverses parties du sporogone ne sont pas encore différenciées. Pour le *Frullania*, il suit plus longtemps le développement et signale quelques stades de la différenciation. Ses observations ne sont pas toujours d'accord avec les miennes : ainsi on peut voir, dans les figures qu'il donne sur ce sujet, qu'il attribue des parois aux cellules du tissu sporigène à une époque où ces parois me paraissent avoir disparu depuis longtemps. Le noyau et le protoplasma qui constituent en général la partie la plus importante, et dans le cas qui nous occupe la totalité des éléments cellulaires, ne sont d'ailleurs pas figurés. Il ne m'a donc pas paru inutile, même pour le *Frullania*, de reprendre cette étude avec plus de précision et d'exactitude, en me servant des moyens si utiles que les progrès récents de la technique histologique ont mis à la disposition des botanistes.

(1) *Untersuchungen über die Lebermoose.*

(2) *Bau und Entwickelung der Sporenhaut.*

(3) *Vergleichende Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Lebermoos-Sporangiums* (*Botanische Zeitung*, 1874, 1875).

Dans un travail tout récent sur les Muscinées, M. l'abbé Hy s'est occupé spécialement de l'archégone et de son développement (1). La différenciation des tissus du sporogone reste donc un sujet incomplètement traité. De plus, je n'ai pas trouvé sur la structure des parois du sporogone et surtout sur le mécanisme de sa déhiscence de renseignements précis. Avant de commencer l'exposé des recherches que j'ai entreprises sur ces différents sujets, je vais indiquer quelles sont d'après les auteurs que je viens de citer, les premières phases du développement de l'œuf.

Une fois fécondée, l'oosphère se partage toujours par une cloison perpendiculaire à l'axe de l'archégone. La cellule inférieure se conduit de façons différentes suivant l'ordre d'Hépatiques que l'on considère. Chez le *Riccia*, elle forme la moitié du sporogone; chez le *Marchantia*, elle donne seulement le pied et enfin chez les Jungermanniées, où son importance est encore moindre, elle ne subit qu'un nombre très faible de divisions et forme un petit appendice à la partie inférieure du pied. La cellule supérieure, celle qui est la plus rapprochée du col de l'archégone, présente un développement complémentaire. Dans tous les cas, les cloisonnements se produisent suivant trois directions rectangulaires, dont une perpendiculaire au col de l'archégone. Ainsi prend naissance un parenchyme homogène dans lequel nous allons voir se différencier les diverses parties du sporogone.

II

DÉVELOPPEMENT DU SPOROGONE.

1° FRULLANIA DILATATA.

Le *Frullania* est une des Hépatiques qui se prêtent le mieux

(1) *Recherches sur l'archégone et le développement du fruit des Muscinées* (*Annales des sciences naturelles*, BOTAN., 6e série, t. XVIII).

aux études anatomiques, autant par la netteté de sa structure que par la facilité avec laquelle on peut la trouver en fructification. Dès le mois de novembre, en effet, il y a des oosphères fécondées et pendant tout l'hiver on en a facilement à tous les états de développement.

Sporogone adulte. — Examinons d'abord rapidement la structure du sporogone adulte. Jusqu'au moment de sa maturité complète, cet organe est renfermé dans un périanthe situé au sommet d'une tige; c'est seulement lorsque le développement est tout à fait terminé que, comme cela se voit chez un grand nombre d'Hépatiques, le pédicelle s'allonge très rapidement et que la déhiscence a lieu. Les parois du sporogone se composent de deux assises de cellules portant des ornements qui seront décrits plus tard. Les élatères sont très régulièrement disposées, toutes parallèles entre elles et verticales (pl. 8, fig. 9). Pour nous rendre compte de leur position par rapport aux spores, considérons une coupe transversale d'un sporogone, nous y verrons les sections des élatères situées aux points d'intersection de lignes formant un quadrillage régulier, l'intérieur de chaque carré étant occupé par quatre spores provenant vraisemblablement d'une même cellule-mère. L'aspect est d'ailleurs le même, quel que soit le niveau où la coupe a été faite. On voit donc que la disposition des spores n'est pas moins régulière que celle des élatères, et qu'il y a autant de files verticales de tétrades de spores qu'il y a d'élatères. Le sporogone étant à peu près sphérique, il est bien évident que toutes les élatères ne sont pas d'égale longueur; celles qui sont vers la partie centrale sont les plus longues, leur longueur diminue ensuite à mesure qu'on s'éloigne de l'axe.

Les élatères présentent une seule spirale très épaisse (pl. 11, fig. 50) qui se termine à la partie supérieure par un anneau dont le diamètre est notablement plus grand que celui de l'élatère : c'est ce qu'on appelle un empatement. Les spores sont recouvertes d'une membrane brune cuticularisée portant des ornements caractéristiques; leur surface est assez

irrégulière, elle se compose d'une partie convexe et présente des faces planes dans les régions en contact avec les spores voisines.

Formation du tissu sporigène. — Les jeunes sporogones sont assez faciles à trouver; on est averti de leur présence par un bouquet très visible de feuilles modifiées qui termine chaque tige fructifère. En écartant ces feuilles avec précaution, on peut apercevoir le sporogone dont la couleur blanche tranche sur le fond brunâtre de la plante. Si l'on veut suivre le développement de façon à bien voir l'origine de toutes les parties, il faut commencer peu après la fécondation, car les premiers stades de la différenciation sont parcourus très rapidement et de fort bonne heure.

Si par exemple on fait une coupe longitudinale dans un sporogone dont le diamètre n'excède pas un dixième de millimètre, voici ce qu'on peut voir (pl. 7, fig. 1). La plus grande partie de la coupe est formée de cellules à peu près carrées et rangées assez régulièrement suivant deux directions rectangulaires. A la partie supérieure, cette symétrie se modifie un peu, le sporogone se termine par une surface hémisphérique. Les deux assises de cellules extérieures (*e* et *e'*) suivent régulièrement cette surface et c'est en dessous de ces deux assises que se trouve la partie essentielle du sporogone. On y voit en effet, à cette période du développement, une file de huit cellules (*s*) dont l'ensemble est sensiblement fusiforme, les cellules du milieu étant un peu allongées verticalement et celles des extrémités étant de plus en plus courtes jusqu'à la dernière qui se termine en pointe vers son côté libre. Ces cellules ne se distinguent pas seulement des autres par leur forme; elles en diffèrent aussi par leur contenu; leur protoplasma est beaucoup plus dense et se colore plus facilement par l'hématoxyline; leur noyau est plus volumineux. C'est grâce à cette propriété qu'on peut les suivre pendant tout le développement et constater que c'est d'elles et d'elles seules que proviennent les spores et les élatères.

En faisant des coupes transversales, on peut constater que ces cellules s'étendent sur une surface affectant à peu près la forme d'un carré aux angles très émoussés, chaque côté du carré comprenant huit cellules. Comme le sporogone tend à prendre une forme à peu près arrondie, on conçoit que les bords soient un peu écrasés, ce qui rompt la régularité. En comparant la disposition de ces cellules à celle des cellules de l'épiderme et de l'assise sous-épidermique, on remarque la plus grande analogie. Les éléments de l'épiderme ont en effet une section carrée et sont rangés par files dans deux directions rectangulaires de manière à former un carrelage régulier; de plus, si l'on regarde le sporogone par sa face supérieure, on voit que les files de cellules de l'épiderme coïncident avec celles de l'assise sous-épidermique et celles-ci avec celles de l'assise sous-jacente. Ce fait est important à noter; il nous servira plus tard à éclaircir un point intéressant du développement. Si nous considérons la partie inférieure de la section, nous voyons que les cellules y deviennent peu à peu irrégulières et semblent se désagréger. En réalité elles restent en parfaite continuité avec celles de la partie supérieure au moyen de prolongements qui ne sont pas dans le plan de la section. Ce sont des sortes de rhizoïdes qu'émet le sporogone pour se rattacher à la plante mère. On sait en effet qu'après la fécondation l'œuf se trouve complètement isolé dans l'archégone. Il se développe ensuite comme un véritable parasite sur la plante qui lui a donné naissance, et, pour puiser sa nourriture, émet des prolongements qui s'enfoncent dans la partie supérieure de la tige. Bientôt une continuité parfaite de tissus est établie entre les deux plantes. Dans certaines espèces, il est toujours facile de distinguer la partie inférieure de la génération asexuée, qui se termine par un coin en tout comparable à celui qu'enfoncent dans leur hôte certaines plantes parasites.

Au moment où le sporogone en est arrivé au degré de développement que je viens de décrire et qui est représenté par la figure 1, les cellules sont en voie de bipartition à peu près dans toutes ses parties. Les cellules de l'épiderme se divisent

radialement, ainsi que celles de l'assise sous-épidermique.

Dans la masse parenchymateuse qui doit former le pied, la bipartition a lieu dans trois directions rectangulaires, mais surtout parallèlement à la section transversale. Les cellules de la partie inférieure se multiplient aussi; mais c'est surtout sur la façon dont se comporte l'assise à protoplasma dense qu'il faut fixer notre attention.

Chaque cellule de cette assise se divise en quatre autres par deux cloisons verticales parallèles aux parois déjà existantes. Il en résulte qu'on a toujours une seule assise, mais formée d'un nombre quatre fois plus grand de cellules; il y a seize rangées formées chacune de seize cellules. Cet état du développement vu en section longitudinale est représenté par la figure 2. Dans les deux assises supérieures la division s'opère d'une façon correspondante, mais peut-être un peu plus lentement. Ainsi sur la figure 3, le noyau de plusieurs cellules ne s'est pas encore divisé; dans d'autres cas, cette division s'étant opérée, la cloison qui doit séparer les deux cellules-filles ne s'est pas encore formée.

A partir de ce moment, il ne se produira plus dans les cellules à protoplasma dense de division parallèlement à un plan vertical, tout le développement se fera en longueur, et les divisions s'opéreront parallèlement à une section transversale. On voit d'abord les cellules déjà formées s'allonger sans se diviser; même dans certains cas qui paraissent être rares cet allongement est très considérable. Pendant ce temps les cloisons qui séparent les cellules deviennent de plus en plus indistinctes et finissent par se dissoudre complètement; les masses protoplasmiques ne sont plus alors séparées que par une traînée incolore formée par une sorte de mucilage, comme on peut le constater sur la figure 3.

Différenciation des cellules à spores et des cellules à élatères. — Bientôt, si l'on continue à étudier une section longitudinale, on voit les noyaux se diviser dans certaines cellules, mais pas dans toutes. C'est dans la région centrale, où l'allongement

a été le plus considérable, que cette division a lieu, et encore ne se produit-elle que dans des cellules qui alternent régulièrement avec d'autres où il n'y a pas division (pl. 7, fig. 4). Ainsi donc le noyau ne se divisera pas dans les cellules paires, par exemple, tandis qu'il pourra se diviser dans les cellules impaires. Si l'on considère l'ensemble des cellules à protoplasma dense, on verra que le même phénomène se produit dans chaque rangée de seize cellules, mais de telle sorte que, dans une rangée, les cellules où le noyau se divise alternent avec celles des rangées voisines où il ne se divise pas. Une section transversale présente donc à peu près l'aspect d'un damier; les cellules de la première sorte sont disposées par rapport à celles de la seconde comme les carrés noirs par rapport aux carrés blancs. Les cellules à protoplasma dense sont donc d'ores et déjà divisées en deux catégories : les unes s'allongeront simplement sans se diviser, les autres s'allongeront de la même manière, mais en se divisant (pl. 7, fig. 5). Nous pouvons dire dès maintenant, pour fixer les idées, que les premières formeront les élatères, tandis que les autres donneront naissance aux cellules mères des spores.

Cela posé, voyons ce que deviennent les cellules qui doivent donner les spores. Une fois la première bipartition du noyau opérée, les deux noyaux-filles se séparent l'un de l'autre, de façon à se trouver à peu près au milieu de chaque moitié de la cellule; alors le protoplasma prend part à la bipartition, il se partage en deux masses à peu près égales. Il n'y a pas formation de cloison, les deux cellules-filles sont seulement séparées par le mucilage qui séparait déjà la cellule-mère de ses voisines. Cette suite de phénomènes qui, je l'ai dit, a commencé à se produire dans les cellules de la région centrale, peut bientôt s'observer dans toutes les cellules qui ne sont pas destinées à former les élatères. Ensuite chacune des cellules-filles se divise elle-même en deux autres, et ainsi de suite.

Finalement, dans une coupe longitudinale on verra alterner régulièrement de longues élatères à un seul noyau, avec des

files de cellules isodiamétriques (fig. 5); le nombre des cellules de chaque file pourra atteindre dix ou douze dans la partie voisine de l'axe du sporogone et sera bien moindre dans la périphérie. Nous verrons que chacune de ces cellules donnera naissance à quatre spores, nous pouvons donc les appeler les cellules-mères des spores. Il est intéressant de remarquer que, chez le *Frullania*, chaque élatère est l'équivalent, non pas d'une cellule-mère de spores, mais d'une rangée de cellules-mères.

Si à ce moment on fait une coupe transversale, on ne peut pas encore distinguer les cellules à élatères des cellules à spores; les unes et les autres ont une section carrée qui n'est pas plus grande dans un cas que dans l'autre (pl. 7, fig. 7). On doit cependant remarquer que toutes n'ont pas de noyau; il peut en effet très bien se faire que chez les élatères qui sont très allongées le noyau soit resté en dehors de la coupe. Les cellules à spores au contraire étant d'une longueur comparable à l'épaisseur de la coupe, toutes ont un noyau. C'est ce qu'on peut remarquer sur la figure 7 : les cellules d'une certaine parité ont toutes un noyau, tandis que les autres en manquent presque toujours.

Les différences entre les deux éléments du sporogone vont maintenant s'accentuer de plus en plus, à ce point qu'on a de la peine à croire qu'ils ont la même origine. Les élatères, en s'allongeant, ne s'accroissent nullement en diamètre, elles s'amincissent au contraire, tandis que les cellules-mères des spores s'accroissent très rapidement. Dans une section transversale il devient alors beaucoup plus facile de les distinguer. On voit en effet, dans la figure 8, que le diamètre des unes est beaucoup plus considérable que celui des autres. A un certain moment même les cellules-mères, en s'accroissant, finissent par aplatir leurs angles contre ceux de leurs congénères, qu'elles ne touchaient d'abord que par leur sommet. Considérons par exemple la cellule *s* (pl. 7, fig. 8) : ses quatre faces sont en contact avec quatre élatères et ses quatre sommets avec les sommets de quatre cellules-mères. Si l'on admet que les

cellules-mères s'accroissent, tandis que les élatères s'amincissent, on comprendra que les premières doivent aplatir leurs sommets les uns contre les autres, et devenir ainsi octogonales, comme on peut le voir dans la figure 9. L'accroissement continuant, les quatre côtés de l'octogone qui confinent à une cellule-mère s'allongeront, tandis que les autres se raccourciront. Au lieu d'un simple quadrillage, on aura alors un carrelage formé d'octogones et de carrés.

Dans une section transversale, les cellules-mères sont rangées par files; mais d'après le mode de formation même de ces files, on conçoit qu'elles sont inclinées à 45 degrés sur celles que nous avons étudiées dans des sporogones plus jeunes. On pourrait croire en effet, si l'on n'avait pas suivi toutes les phases du développement, qu'une file de cellules de la première période s'est transformée en une file de cellules-mères, tandis que la file voisine a tout entière été employée à former des élatères. Comme vérification de ce qui vient d'être dit, on peut remarquer que les files de cellules-mères de la figure 9 sont inclinées à 45 degrés sur les files des cellules épidermiques qui, on se le rappelle, coïncidaient avec les rangées des cellules à protoplasma dense.

Développement des cellules-mères de spores. — Nous allons laisser de côté pour un moment les élatères et ne nous occuper que des cellules-mères, dont l'évolution est désormais beaucoup plus compliquée. Le noyau situé vers la partie centrale ne se divisera que très tard; c'est par le protoplasma que la division de la cellule en quatre spores commencera à s'accuser. On ne tarde pas à voir le protoplasma se creuser de sillons disposés de façon à découper quatre mamelons sur la surface de la cellule. La disposition de ces mamelons est fort régulière; elle est la même que celle des sommets d'un tétraèdre dont les arêtes seraient parallèles deux à deux aux trois directions des files de cellules dans le sporogone. Les sillons, d'abord peu profonds, s'accentuent ensuite de plus en plus, et les mamelons deviennent presque indépendants les

uns des autres; ils ne sont plus reliés entre eux que par un mince filet protoplasmique. C'est au point de rencontre de ces quatre filets que se trouve le noyau, disposé ainsi d'une façon symétrique par rapport aux quatre mamelons (pl. 7, fig. 6).

Pendant ce temps, le protoplasma s'entoure d'une membrane mince et transparente qui ne se cutinisera que plus tard, au moment où les spores se sépareront. Il faut signaler à ce propos une production spéciale qui supplée dans une certaine mesure au manque de résistance de la membrane des spores et des élatères. On a pu remarquer, en effet, que la matière gélatineuse qui séparait les différentes masses protoplasmiques à une époque moins avancée du développement, au lieu de disparaître comme cela arrive d'ordinaire dans les circonstances analogues, s'est développée, affermie, et a pris une forme bien définie. On peut voir sur la figure 9 qu'elle entoure les cellules-mères et les élatères comme si elle était leur membrane propre. Il faut cependant remarquer qu'elle ne se trouve pas en contact immédiat avec le protoplasma, elle laisse un certain intervalle entre elle et la membrane propre qui commence à se former. De plus, cette matière pénètre dans les sillons creusés dans les cellules-mères, et, lorsque les spores seront isolées, elle les séparera les unes des autres. La section représentée par la figure 9, coupant les cellules-mères à des niveaux très différents, nous montre des formes par cela même différentes de ces fausses cloisons. Si l'on n'examinait le sporogone qu'à cet état de développement, on pourrait croire, si l'on n'avait suivi la suite des transformations, que ce sont là de vraies cloisons qui entourent les cellules-mères et les élatères.

C'est à peu près vers ce moment que le noyau des cellules-mères se divise en quatre, et que, presque immédiatement après, les spores se trouvent isolées. On peut voir le noyau se diviser d'après le processus qui a été tant de fois décrit et figuré.

Tous les éléments qui doivent constituer le sporogone

adulte sont maintenant différenciés et isolés. Pour arriver à la maturité, les spores n'auront qu'à s'entourer d'une membrane épaisse et cuticularisée, qui, on le sait, se recouvre d'ornements caractéristiques. Cette partie du développement a été dernièrement encore l'objet de recherches spéciales de la part de M. Leitgeb, je n'y reviendrai pas. J'insisterai cependant sur cette idée, que le rôle de la matière gélatineuse qui, à une certaine période, sépare les cellules, pourrait être de fournir les éléments nécessaires à la formation des ornements que présentent les spores. La remarque déjà faite que ces derniers apparaissent pendant que la matière gélatineuse se résorbe, vient bien à l'appui de cette manière de voir.

Développement des cellules à élatères. — Nous avons laissé les élatères au moment où elles formaient une coulée cylindrique de protoplasma renfermant un noyau en son milieu. En même temps que les spores, les élatères se sont entourées d'une mince membrane de cellulose. Mais, à partir de ce moment, l'évolution de la membrane des deux sortes d'éléments est essentiellement différente. Pendant que chez les spores le protoplasma se condense et se met en réserve, on voit le contenu des élatères diminuer, employé, partiellement au moins, à la formation de la spirale, qui, comme on sait, est un ornement interne de la membrane. On attribue généralement au protoplasma des élatères ce rôle de nourrir les cellules-mères de spores.

La formation de cette spirale paraît tout à fait comparable à celle qui a été décrite par M. Strasburger chez les vaisseaux spiralés. On voit en effet, à un certain moment, alors que l'élatère est encore complètement remplie de protoplasma, se former sur la membrane une traînée mince, incolore, granuleuse, qui est le premier indice de la formation de la spirale (pl. 8, fig. 10). Peu à peu cette traînée s'épaissit, ses contours deviennent nets, et l'on voit apparaître la spirale encore mince et incolore, mais avec la forme qu'elle doit conserver (pl. 8, fig. 11). Pendant ce temps le protoplasma

intérieur diminue de volume et s'amaigrit, pour ainsi dire, tandis que la spirale s'épaissit toujours. Bientôt le protoplasma a complètement disparu; la spirale est formée, et l'élatère, arrivée à son état définitif, se trouve réduite à l'état d'un squelette cellulaire dont le rôle ne saurait être désormais que d'un ordre purement mécanique.

2° SCAPANIA COMPACTA.

Dans le cas du *Frullania* que nous venons d'examiner, la distinction des spores et des élatères peut se faire dès le moment où l'ensemble du tissu sporigène se compose d'une seule assise de cellules; à partir de ce stade, les cellules à spores se divisent seules.

Dans le sporogone du *Scapania*, les choses se passent autrement. A un âge encore peu avancé, les masses cellulaires, dépourvues de membrane, flottent dans un liquide plus ou moins gélatineux, sans être encore différenciées en spores et élatères.

La figure 12 représente une partie de la section à cet état de développement. La plupart des masses protoplasmiques sont en voie de division; elles possèdent deux ou même trois noyaux, et le protoplasma s'est divisé en autant de parties réunies encore par une matière conjonctive; bientôt les deux cellules ainsi formées seront complètement indépendantes et recommenceront à se diviser.

Pour se convaincre qu'il en est bien ainsi, il suffit de comparer les figures 12 et 13 représentant des fragments de coupes de sporogones à des âges très différents. Le sporogone de la figure 13 avait un diamètre à peu près double de celui de la figure 12, et contenait un nombre beaucoup plus considérable de cellules qui, on le voit, ont à peu près les mêmes dimensions que dans le premier cas; il y a donc eu multiplication de cellules dans l'intervalle qui sépare les deux états figurés, et l'accroissement du sporogone est dû à l'augmentation du

nombre des cellules, et non à leur augmentation de volume. Il faut remarquer en outre que, sur la figure 13 représentant un état plus avancé, les cellules se divisent généralement en quatre, et forment ainsi des sortes de tétrades comparables aux cellules-mères des spores, avec lesquelles il ne faut pas les confondre. Les tétrades de la figure 13 sont destinées à se résoudre en quatre cellules, qui elles-mêmes se diviseront pour donner finalement des élatères ou des cellules-mères de spores.

La division des cellules cesse alors que les dimensions du sporogone sont encore très faibles, et, à partir de ce moment, les cellules s'accroissent sans se multiplier. Cette distinction en deux périodes des phénomènes que présente le développement du sporogone n'est d'ailleurs pas très bien tranchée ; il peut se faire que les cellules commencent à s'accroître avant d'avoir cessé de se multiplier. Il est intéressant de remarquer que ce sont les cellules à spores qui se divisent le plus longtemps. On peut donc en conclure qu'une élatère est comparable à plusieurs cellules-mères de spores, mais à coup sûr à un moins grand nombre que chez le *Frullania*. Vu l'irrégularité du phénomène, il est difficile de préciser d'une façon très nette.

Quoi qu'il en soit, une fois commencée, la différenciation des cellules en élatères et cellules à spores se poursuit d'une façon tout à fait comparable à ce qui se passe chez les autres genres. La figure 14 représente une partie de section transversale faite dans le sporogone, à un moment où les élatères commencent à se distinguer par leur allongement.

A l'état adulte, les spores sont recouvertes d'une membrane brune cutinisée, et les élatères portent en général deux spirales très nettes. En faisant des sections longitudinales dans le sporogone, on peut constater que les élatères sont en général inclinées sur l'axe autour duquel elles sont disposées symétriquement. Mais ceci s'applique seulement à une vue d'ensemble, et dans le détail il n'y aucune régularité dans la disposition relative des spores et des élatères.

3° PELLIA EPIPHYLLA.

Sporogone adulte. — Le sporogone adulte est porté sur un long pédoncule qui s'accroît très rapidement au moment de la maturité ; il est à peu près sphérique et de couleur brune. A l'intérieur, les spores et les élatères sont disposées assez irrégulièrement ; on doit cependant remarquer, dans la moitié inférieure de la capsule, une sorte de columelle formée uniquement d'élatères verticales ; de cette partie centrale partent d'autres élatères qui se mêlent aux spores et les enlacent comme dans un réseau à mailles serrées ; enfin, vers la périphérie, immédiatement à l'intérieur des parois, se trouve un réseau d'élatères sans mélange de spores.

On sait que les spores du *Pellia* sont particulièrement dignes d'attention, elles sont très grosses, vertes, et ne présentent pas l'épaisse membrane cutinisée qui caractérise un grand nombre d'espèces. Enfin et surtout elles sont pluricellulaires; leur contenu est divisé en 5-7 cellules, toutes pourvues d'un noyau, et dont aucune ne paraît avoir plus d'importance que les autres.

Les élatères sont très petites par rapport aux spores, fusiformes et complètement indépendantes, en exceptant toutefois celles de la base de la columelle, qui adhèrent encore au fond de la capsule. Elles présentent deux ou trois spirales peu épaisses et à peine colorées. Au lieu d'être rectilignes, comme chez la plupart des Jungermanniées, elles sont contournées autour des spores entre lesquelles elles ont dû se placer.

Formation du tissu sporigène. — C'est au printemps, vers le mois de mars, qu'on peut observer le sporogone à l'état de maturité; mais, pour suivre son développement qui, dans la première période, est très rapide, il faut s'y prendre beaucoup plus tôt: dès le mois de novembre on trouve des oosphères fécondées. C'est sur le bord de la fronde, au fond d'une échancrure présentant une petite écaille, qu'on doit

les chercher. Sous l'écaille, se trouvent un certain nombre d'archégones, dont un seul doit se développer. Au moment de la fécondation, l'écaille se trouve tout à fait au bord de la fronde, mais plus tard il se produit un accroissement sur tout le pourtour du thalle, et finalement le sporogone se trouve à une certaine distance des bords.

Si l'on fait une coupe dans un sporogone suffisamment jeune, on voit qu'il est formé par un massif de cellules contenant toutes du protoplasma et un noyau de très grande dimension (pl. 8, fig. 15). Si la coupe a été traitée par l'hématoxyline, le noyau est fortement coloré en violet, et le protoplasma plus faiblement; il est alors facile de diviser en deux groupes les cellules qui forment l'ensemble du sporogone : les unes ont un protoplasma plus dense et plus coloré, ce sont celles qui doivent donner naissance aux spores et aux élatères (*s*); les autres, dont le protoplasma est moins abondant et moins coloré, formeront le pédoncule et les parois du sporogone (*e*, *e'*). Cette distinction peut, dès le début, paraître un peu hypothétique, mais elle se trouvera pleinement justifiée lorsqu'en suivant le développement nous verrons s'accentuer les différences entre les deux groupes de cellules, et se former les différentes parties qui constituent le sporogone adulte.

L'épiderme est formé de cellules en voie de division (*e*); quelques-unes renferment deux noyaux : c'est que la cloison radiale qui doit séparer les deux cellules-filles n'est pas encore formée. En dessous se trouve une assise de cellules (*e'*) moins régulières, plus petites, et aussi en voie de division radiale. Ce sont ces deux assises qui doivent constituer les parois du sporogone. Elles sont maintenant en continuité parfaite avec les cellules de l'intérieur, dont il serait quelquefois difficile de les distinguer.

Les cellules (*s*) qui doivent former les spores et les élatères se distinguent, je viens de le dire, par la densité et la coloration de leur protoplasma ; celles de la périphérie sont plus petites et polyédriques, tandis que celles du centre sont plus grandes et allongées par files verticales. On peut constater qu'elles sont

toutes en voie de division ; plusieurs renferment deux et même trois noyaux, et les nouvelles cloisons qui se forment sont orientées d'une façon quelconque. C'est un massif de cellules qui s'accroît dans toutes les directions.

A la partie inférieure de ce massif, on retrouve des cellules (*p*) à protoplasma moins dense, ce sont celles qui doivent former le pied du sporogone. Elles sont polygonales, de dimensions relativement grandes, et ne sont pas en voie de division active comme les précédentes.

Les choses continuent ainsi pendant un certain temps ; mais bientôt la division des cellules se ralentit, et les parois, qui n'ont jamais été d'une très grande netteté, deviennent de plus en plus indistinctes. Il se produit une sorte de gélification ; on voit la paroi se résoudre en un liquide mucilagineux. Les masses protoplasmiques ainsi mises en liberté flottent dans ce liquide et ne tardent pas à perdre la forme que leur avaient imprimée les parois des cellules (pl. 8, fig. 16). La désagrégation commence par le centre du sporogone, et s'étend rapidement jusqu'aux parois. Dans la figure 16, on voit que les cellules les plus externes n'ont pas encore complètement perdu leurs parois.

Différenciation des cellules à spores et des cellules à élatères. — Dès cette période il est déjà possible d'établir une certaine distinction parmi ces cellules ; on voit que celles de la périphérie, destinées à donner des élatères, restent plus minces, tandis que dans la partie centrale il y en a de beaucoup plus considérables. C'est surtout dans la figure 17, que la différence devient nette ; on reconnaît alors les éléments qui doivent donner des spores, et ceux qui doivent former des élatères. C'est par le mode de croissance que se produit la différenciation. Tandis que certaines masses protoplasmiques (*s*) destinées à devenir cellules-mères de spores s'accroissent régulièrement sur tout leur pourtour et présentent l'aspect d'amibes à peu près isodiamétriques, d'autres (*el*) s'allongent exclusivement dans une direction, et acquièrent la forme

d'un bâtonnet plus ou moins recourbé, auquel nous pouvons dès à présent donner le nom d'élatère.

On peut constater que la position relative des deux sortes de cellules est la même que celle que nous avons constatée chez le sporogone adulte pour les spores et les élatères : sur le pourtour, des élatères disposées irrégulièrement, puis vers l'intérieur un feutrage de spores et d'élatères, et enfin, au centre, une sorte de columelle formée exclusivement d'élatères verticales. L'aspect du protoplasma est à peu près le même dans toutes ces cellules, le noyau est toujours très net ; chez les élatères, son diamètre est aussi grand que celui de la cellule ; c'est que les élatères, en s'allongeant, se sont en même temps rétrécies et sont devenues aussi étroites que le noyau, dont les dimensions n'ont pas changé.

Les cellules qui doivent former les parois et le pied sont maintenant très bien différenciées de celles du centre du sporogone. Leur protoplasma est de moins en moins dense, surtout dans les cellules du pied, et leurs parois sont de plus en plus nettes. Les deux assises qui doivent former la paroi deviennent régulières et, surtout dans l'assise sous-épidermique, on voit le protoplasma se concentrer sur la face interne.

Développement des élatères. — Il nous reste maintenant à suivre les deux sortes de cellules renfermées dans le sporogone, jusqu'à leur complet développement en spores ou en élatères. Considérons d'abord les élatères. Elles ont de très bonne heure acquis leur diamètre définitif ; elles s'entourent alors d'une mince membrane cellulosique ; le protoplasma intérieur disparaît en grande partie en donnant de l'amidon, mais il en reste toujours une certaine quantité avec le noyau qu'on retrouve jusqu'à la mort complète de la cellule. Ce n'est que très tard, peu avant la maturité du sporogone, que les ornements spiraux commencent à apparaître. Je n'ai pas pu, comme chez le *Frullania*, les voir d'abord à l'état de granulation déposée à l'intérieur de la membrane de l'élatère ; je ne les ai observés qu'à un âge plus avancé, alors qu'ils sont formés

par une spirale lisse et incolore, qui a la même largeur que dans l'élatère adulte. Pendant que cette spirale s'épaissit et se colore en brun, le protoplasma et les grains d'amidon renfermés dans la cellule se résorbent peu à peu, et finissent par disparaître complètement. C'est d'ailleurs la manière dont les choses se passent généralement dans le développement des élatères.

Développement des spores. — Les cellules-mères des spores présentent une évolution un peu différente; elles s'accroissent rapidement, et à un âge encore peu avancé se creusent, comme chez le *Frullania*, de sillons qui indiquent la formation des quatre spores, bien avant la division du noyau. Mais, dans le cas du *Pellia*, ces sillons sont très profonds, et les spores de forme allongée ne sont reliées entre elles que par un mince pédoncule (pl. 8, fig. 18). En même temps on voit apparaître, dans le protoplasma, de la chlorophylle et de l'amidon, ce qui rend les observations plus difficiles. Un peu avant la maturité, le noyau se divise en quatre et les spores se séparent. C'est alors que se produit un des faits caractéristiques du développement du *Pellia*. Les spores, une fois isolées, continuent à s'accroître, leur noyau se divise, leur protoplasma se segmente, et finalement chaque spore se trouve formée, comme nous l'avons déjà dit, de cinq ou six cellules placées sur un ou deux rangs. Ce développement anticipé de la spore peut être comparé à la germination normale des autres espèces. La vie latente, qui atteint généralement les spores lorsqu'elles sont encore unicellulaires, retarde ici son apparition jusqu'au moment que nous avons indiqué.

Développement du pied. — C'est un fait général parmi les Jungermanniées, que le pédoncule du sporogone, très court jusqu'au moment de la maturité, s'allonge alors très rapidement, et atteint, chez le *Pellia* par exemple, jusqu'à 3 ou 4 centimètres de longueur. Il y a lieu de rechercher comment

se produit cet accroissement rapide, si c'est par formation de cellules nouvelles, ou par l'élongation des cellules déjà existantes. Pour résoudre cette question, il suffit de faire des coupes longitudinales dans des pédoncules à différents états de développement. Les figures 19-24 représentent trois états successifs du développement du pédoncule, avec un fragment de la coupe longitudinale correspondant à chacun de ces états. On peut constater qu'il y a eu simplement allongement des cellules; la longueur du pédoncule et celle d'une cellule restent toujours proportionnelles. Il est intéressant de constater qu'il a été fait, en prévision de cet accroissement rapide, une abondante réserve d'amidon. Dans la figure 22, où l'élongation n'est pas encore commencée, les cellules en sont complètement bourrées. A mesure que les cellules s'allongent, elles consomment leur amidon, comme on peut le constater sur la figure 23. Enfin, lorsque le développement est complet, on ne trouve plus trace de réserve dans les pédoncules (fig. 24).

4° ANEURA PINGUIS.

Dans le genre *Aneura*, les archégones se trouvent à la partie inférieure de la fronde, ce qui constitue une première différence avec le *Pellia*. Le sporogone est ovale et reste enveloppé pendant très longtemps dans une coiffe épaisse et hyaline; il est porté par un pédoncule assez long, qui, en se développant au moment de la maturité, contourne le bord de la fronde, et paraît ainsi être implanté à la face supérieure.

Différenciation du tissu sporigène. — Pour suivre le développement, il faut étudier le sporogone alors qu'il ne forme qu'une légère protubérance à la face inférieure de la fronde; on peut alors obtenir une coupe semblable à celle représentée par la figure 25; on voit qu'il existe, à ce moment, la plus grande analogie entre l'*Aneura* et le *Pellia*. La figure 25 est en effet tout à fait comparable à la figure 15. Dans l'une

comme dans l'autre, on voit un massif de cellules où aucune des parties du sporogone adulte n'est encore nettement différenciée. On distingue cependant les cellules qui doivent donner le pédoncule (*p*) et les parois du sporogone (*e* et *e'*) à leur contenu protoplasmique moins abondant et moins dense. Je ne m'occuperai pas de ces cellules, leur évolution est la même que chez le *Pellia*. Dans la partie centrale du sporogone, il n'en est pas de même : les cellules (*s*) se divisent d'abord avec activité et affectent déjà, au moins dans la partie inférieure, la disposition suivant des files verticales, que nous retrouverons au moment de la maturité. Ensuite, et c'est là le trait caractéristique de l'organisation de l'*Aneura*, ces cellules se différencieront de trois manières, et non pas seulement de deux, comme chez les autres Hépatiques : les unes deviendront des cellules-mères de spores, les autres des élatères, et enfin les dernières resteront à l'état de cellules stériles, formant une sorte de columelle dans la partie supérieure du sporogone.

C'est au moment où se résorbent les parois des cellules à spores et à élatères qu'on peut commencer à distinguer les cellules stériles ; leurs parois restent intactes, leur protoplasma devient moins abondant et moins dense ; elles sont allongées verticalement et forment un massif ovoïde, relié par une de ses extrémités au pôle supérieur du sporogone. Cette fausse columelle n'occupe que le tiers ou le quart de la longueur totale du sporogone ; aussi ne peut-on pas assimiler cette production à la collumelle des Mousses, qui va d'un pôle à l'autre de la capsule ; mais on peut très bien la comparer à l'organe auquel on n'hésite pas à donner le nom de columelle chez l'*Anthoceros*. Chez cette plante, les cellules stériles forment aussi une colonne centrale ; mais elles se relient au pôle inférieur du sporogone, et non plus à son pôle supérieur. Dans les deux cas, on le voit, la columelle est libre par l'une de ses extrémités, et c'est en cela qu'elle diffère de l'organe correspondant des Mousses. On verra, dans un chapitre suivant, quelle est la structure intime de la fausse columelle de

l'*Aneura*, dont on peut d'ailleurs voir une figure (pl. 11, fig. 46).

Développement des spores et des élatères. — Il nous reste maintenant à suivre le développement des spores et des élatères. Les cellules qui ont été mises en liberté par la gélification de leurs parois restent rangées par files rayonnant autour de la columelle. Les rangées de cellules-mères de spores alternent plus ou moins régulièrement avec des élatères, comme l'indiquent les figures 27 et 28 représentant un fragment de coupe longitudinale faite dans la partie inférieure du sporogone, et la figure 26 représentant un fragment de coupe transversale. Le développement des élatères s'effectue comme chez le *Pellia;* celui des spores est un peu différent. Les cellules-mères prennent un développement moins grand que chez le *Pellia;* leur division en quatre est indiquée par des sillons moins profonds, et enfin les spores restent unicellulaires. Les figures 27 et 28 représentent différents états du développement. Même après la division du noyau, les quatre spores restent entourées d'une membrane hyaline destinée à disparaître au bout d'un certain temps. Un fait intéressant à signaler, c'est que dans un sporogone toutes les spores n'arrivent pas en même temps à maturité. Ce sont les plus voisines des parois qui mûrissent les premières, tandis que celles qui occupent l'axe du sporogone sont les plus longues à se développer.

5° TARGIONIA HYPOPHYLLA.

On sait que chez les Targioniées les archégones sont situés à l'extrémité de la fronde et à sa face inférieure ; on les trouve au nombre de quatre ou cinq, renfermés dans un involucre noir qui les cache complètement. En général, un seul archégone se développe dans un même involucre, quelquefois il y en a deux. A l'état adulte, le sporogone reste sessile; ses parois se composent d'une seule assise de cellules à parois minces,

et l'intérieur est rempli de spores brunes mêlées à des élatères. La disposition des spores par rapport aux élatères est très irrégulière, et elle apparaît toujours la même, quelle que soit la section que l'on considère. On doit cependant remarquer qu'à la périphérie du sporogone se trouve une couche continue d'élatères.

Le premier développement de l'œuf a été décrit par Hofmeister. Il se produit rapidement un parenchyme d'apparence homogène (pl. 9, fig. 29), où les cellules destinées à donner des spores et des élatères (*s*) se distinguent de celles du pied et des parois (*e*) par l'abondance de leur protoplasma. Lorsqu'on a affaire à un sporogone assez jeune, on peut, en traitant les préparations par la liqueur de Labarraque, dissoudre le protoplasma et mettre en évidence les parois cellulaires colorées par le brun de Bismarck. On voit alors nettement un parenchyme formé de cellules irrégulières, où l'on ne distingue pas encore d'indice d'une différenciation en spores et élatères. La figure 29 représente une section du sporogone à peu près à cet état de développement : les parois commencent à devenir peu nettes; le moment approche où elles vont se dissoudre. Bientôt, en effet, comme chez les autres Hépatiques, les masses protoplasmiques deviennent libres, et c'est alors que la multiplication des cellules étant terminée, leur différenciation commence. On voit dans la figure 30 les cellules se partager en deux catégories bien nettes : les unes continuent de s'accroître, ce sont les cellules-mères des spores; les autres, sans augmenter de volume, s'allongent dans une direction, ce sont les élatères. Pendant cette période, ces dernières apparaissent, dans une coupe mince, en section transversale ou oblique; on en voit rarement un long segment, les cellules étant encore pressées les unes contre les autres. Plus tard, au contraire, comme le représente la figure 31, elles sont plus écartées les unes des autres; on est forcé de faire des coupes plus épaisses pour voir la disposition, et l'on aperçoit les élatères sur presque toute leur longueur.

Les cellules-mères des spores augmentent, comme on le voit, très rapidement de volume, en conservant une forme à peu près sphérique. En comparant les figures 31 et 30, il ne faut pas s'étonner si la figure 31 contient moins de cellules; c'est simplement que la coupe a été faite suivant un petit cercle, tandis que la section correspondant à la figure 30 est diamétrale. La figure 32 montre le commencement de la division des cellules-mères en quatre spores. Dans la figure 33 le noyau s'est divisé, le protoplasma s'est séparé en quatre masses seulement réunies par une mince membrane qui ne tardera pas à se détruire. Alors les spores seront libres, et un nouveau travail commencera, celui de la formation de la membrane.

Le développement des élatères se produit comme chez les autres espèces. C'est seulement un peu avant le moment où les spores deviennent libres que le premier indice des spirales commence à se montrer; le protoplasma disparaît à mesure que la spirale se forme, et il a complètement disparu lorsque le développement est fini.

6° REBOULIA HEMISPHÆRICA.

Les sporogones du *Reboulia* sont situés, au nombre de quatre ou cinq, à la face inférieure d'un chapeau porté sur un long pédoncule. Au moment de la fécondation, ce chapeau ne forme qu'une légère protubérance à la surface du thalle. Mais le pédoncule ne tarde pas à se développer, et à la maturité, les sporogones, bien que sessiles, se trouvent portés à une certaine hauteur. A part ce détail bien connu, l'histoire de la génération asexuée est à peu près la même chez le *Reboulia* que chez le *Targionia;* l'analogie est même telle qu'on pourrait confondre les préparations faites avec ces deux espèces. Dans les deux cas, les tissus du sporogone restent assez longtemps à l'état de parenchyme cellulaire, puis les cellules de la partie centrale sont mises en liberté et se différencient en spores et élatères. Les parois du sporogone se

réduisent à une seule assise de cellules; le pied est très peu développé, et les élatères, munies de deux ou trois spirales, sont disposées irrégulièrement par rapport aux spores. Il n'y a donc pas lieu de nous étendre d'un façon spéciale sur l'histoire du *Reboulia*.

7° SPHÆROCARPUS TERRESTRIS.

Le développement des différents organes du *Sphærocarpus* a été étudié par M. Petounikow (1), et j'aurai peu de chose à ajouter à ce qui a été dit par cet auteur. Je rappelle qu'après la fécondation les choses se passent à peu près comme chez les autres Hépatiques, et qu'à un moment donné, le sporogone est formé d'un parenchyme homogène dont les cellules ne sont pas spécialisées. Plus tard les parois se différencient pendant que les cellules situées à l'intérieur s'isolent les unes des autres par résorption des parois communes. Les unes deviennent des cellules-mères de spores, et comme l'oeserve M. Petounikow, les quatre spores provenant d'une cellule restent renfermées dans une même enveloppe jusqu'à la maturité inclusivement; les autres cellules restent stériles, on les compare à des élatères rudimentaires.

C'est sur cette assimilation que j'ai l'intention d'insister. Chacune des cellules stériles, étant de par son origine équivalente à une cellule-mère de spores, est par cela même comparable à une élatère. Mais, chose que nous n'avons jamais vue chez les élatères, le noyau des cellules stériles se divise en quatre (pl. 10, fig. 34) comme celui des cellules-mères de spores, et cette division est en général accompagnée d'un cloisonnement correspondant. A part leur dimension et leur contenu, les cellules stériles se conduisent donc tout à fait comme les cellules-mères de spores. Elles sont plus petites, comme on peut le voir sur la figure 34, renferment peu de protoplasma et une grande quantité d'amidon; leurs noyaux, quoi-

(1) *Bulletin de la Société botanique de France*, p. 137, 1867.

que très petits, sont très nets, et se colorent fort bien par l'hématoxyline. On voit donc que les cellules stériles peuvent, dans une certaine mesure, être assimilées à des élatères rudimentaires; mais il me semble plus exact de les comparer à des cellules-mères de spores arrêtées dans leur développement. Le rôle qu'on leur attribue généralement est de nourrir les cellules à spores.

III

STRUCTURE ET DÉHISCENCE DU SPOROGONE

Au point de vue de la structure des parois du sporogone, on peut diviser les Hépatiques en deux grands groupes. D'une part, les Jungermanniées, où les parois, composées de deux assises de cellules munies d'ornements, s'ouvrent par quatre fentes, et d'autre part les Marchantiées, Targioniées et Ricciées, où les parois, réduites à une seule assise de cellules dépourvues d'ornements ou n'en possédant que de rudimentaires, se brisent irrégulièrement à la maturité. L'étude des trois dernières familles nous présentera donc peu d'intérêt au point de vue de la structure et de la déhiscence du sporogone. Nous insisterons sur les Jungermanniées, et surtout sur le mécanisme de leur déhiscence, qui n'a pas encore été, je crois, l'objet de recherches spéciales.

Structure du sporogone en général. — L'assise sous-épidermique des parois présente toujours des ornements lignifiés comparables à ceux des cellules fibreuses des anthères. Ces bandes d'épaississement s'étendent sur la face interne des cellules et sur leurs parois radiales, jamais sur la face externe. Sur l'épiderme, les ornements peuvent faire complètement défaut, et, lorsqu'ils existent, ils sont moins nombreux et moins lignifiés que ceux de l'assise sous-épidermique. C'est sur les parois radiales qu'ils sont surtout développés, quel-

quefois ils se prolongent un peu sur la face externe et jamais sur la face interne. Le plancher qui sépare les deux assises de cellules est donc, dans tous les cas, dépourvu de parties lignifiées.

Causes externes de la déhiscence. — On sait qu'au moment de la maturité, le sporogone des Jungermanniées s'ouvre par quatre fentes équidistantes, et que les valves ainsi formées se recourbent vers l'extérieur. Rien n'est plus facile que de montrer que c'est sous l'influence de la sécheresse que se produit ce phénomène : maintient-on des sporogones mûrs dans une atmosphère saturée d'humidité, ils ne s'ouvrent pas; les transporte-t-on dans de l'air desséché, ils s'ouvrent presque immédiatement. On peut ensuite les faire se refermer ou se rouvrir à volonté, suivant le milieu auquel on les soumet. En un mot, sous le rapport des conditions extérieures, la déhiscence du sporogone des Hépatiques est en tout comparable à celle des fruits secs ou des anthères.

Mécanisme de la déhiscence. — Il reste maintenant à déterminer quel est le mécanisme de cette déhiscence. La structure des parois du sporogone étant presque semblable à celle des parois des anthères, il est d'abord naturel de penser que les choses se passent de la même façon dans ces deux organes. Ce serait donc à l'inégalité de contraction des bandes d'épaississement d'une part et des parties minces d'autre part qu'il faudrait attribuer la déhiscence chez les Hépatiques. Nous verrons comment l'étude détaillée de quelques espèces justifie cette hypothèse. Il faut cependant remarquer qu'il existe entre les anthères et les sporogones une différence importante, c'est que, comme cela a été expliqué (1), l'épiderme chez les anthères est dépourvu d'ornements, tandis que chez les sporogones il en possède quelquefois. Il y aura donc lieu de tenir

(1) *Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères* (*Annales des sciences naturelles*, BOTAN., 7e série, t. I).

compte de cette différence. Dans les cas où l'épiderme du sporogone est dépourvu d'ornements, les considérations faites au sujet des anthères sont applicables et l'épiderme ne me paraît jouer aucun rôle actif. Dans le cas, au contraire, où les cellules de l'épiderme présentent des bandes d'épaississement, il faut examiner les complications qui peuvent survenir dans l'explication de la déhiscence. Nous allons donc rechercher quel est, dans ce cas, le rôle de l'épiderme, et quel est celui de l'assise sous-épidermique.

Le rôle de l'assise sous-épidermique considérée isolément n'est pas douteux ; cette assise, ne possédant d'ornements que sur sa face interne et ses parois radiales, se recourbera vers l'extérieur. Quant à l'épiderme, ou bien il n'a d'ornements que sur les parois radiales, et alors, considéré isolément, il n'aura pas de mouvements propres, ou bien il porte en outre de faibles épaississements (*Jungermannia bicuspidata*) sur sa face externe, et alors il se recourberait plutôt vers l'intérieur. Dans tous les cas, la tension qu'il développe est très faible et ne tend pas à augmenter la courbure de l'assise sous-épidermique. Il reste à voir maintenant s'il ne peut pas jouer un rôle plus important par sa liaison avec l'assise sous-épidermique.

Pour que la courbure de l'assise sous-épidermique puisse être augmentée par l'action de l'épiderme, il faudrait que la contraction de la face externe de l'épiderme fût supérieure à celle de la face externe de l'assise sous-épidermique. Or cette dernière face étant complètement dépourvue d'ornements, se contracte au moins autant que l'épiderme ; elle doit même se contracter davantage dans le cas où la face externe de l'épiderme renferme des prolongements ligneux. Il en résulte que l'épiderme ne peut contribuer à augmenter la courbure de l'assise sous-épidermique.

Faut-il en conclure que, dans tous les cas, l'épiderme des sporogones soit comparable à celui des anthères, dont le rôle est absolument nul dans la déhiscence ? Non, assurément. Dans le cas du *Jungermannia bicuspidata*, par exemple (pl. 10,

fig. 35 et 36), on peut considérer l'ensemble de l'épiderme et de l'assise sous-jacente comme formant une seule assise qui porterait des ornements sur sa face interne et sur ses parois radiales; le plancher intermédiaire servant simplement de raccord entre les ornements radiaux des deux assises. La courbure totale des valves résulterait donc de la différence de contraction entre la face externe de l'épiderme et la face interne de l'assise sous-jacente. C'est aux ornements qu'il porte, que l'épiderme doit de jouer ce rôle au lieu de s'affaisser et souvent de disparaître, comme cela arrive aux cellules à parois molles de l'épiderme des anthères. Mais, je le répète, les cellules épidermiques ne doivent être considérées que comme une sorte de rallonge juxtaposée aux cellules sous-jacentes; si elles disparaissaient, les causes de la déhiscence n'en subsisteraient pas moins, peut-être avec plus d'énergie.

L'adhérence de l'épiderme à l'assise sous-épidermique m'a empêché de faire les mêmes expériences qui, pour les anthères, m'ont permis de conclure au rôle passif de l'épiderme dans ce dernier organe. L'analogie est d'ailleurs si grande entre les deux cas, qu'il est permis de passer de l'un à l'autre en faisant toutefois les réserves qui précèdent.

Rôle des élatères. — A propos de la déhiscence, il y a lieu de dire quelques mots sur ce que peut être, en général, le rôle des élatères. Pour savoir ce qu'il faut penser des propriétés hygroscopiques qu'on attribue à ces organes, il faut comparer une élatère desséchée à une élatère humectée d'eau, et voir les changements de forme qu'amène ce changement d'état. En opérant sur les élatères du *Frullania dilatata*, on constate que les tours de spire sont beaucoup plus rapprochés sur une élatère desséchée, et que, par conséquent, la longueur totale de l'élatère a diminué. En comparant les deux figures 49 et 50, on peut se rendre compte de l'action de la dessiccation. Nous verrons plus tard dans quelle faible mesure ce raccourcissement des élatères peut contribuer à la dissémination des spores.

Il est facile de se rendre compte du mécanisme de ce changement de forme. La spirale de l'élatère est en effet comparable aux ornements lignifiés de l'assise sous-épidermique; elle devra donc, sous l'action de la dessiccation, se contracter moins que le reste de la paroi; les tours de spire se rapprocheront donc, et la longueur totale de l'élatère diminuera sans que ses dimensions transversales changent notablement.

Si l'on répète les mêmes expériences avec des élatères de *Jungermannia*, de *Pellia*, d'*Aneura*, on voit que la forme des élatères est sensiblement indépendante des conditions de milieu; il n'y a donc pas lieu de parler ici de propriétés hygroscopiques. Ce résultat n'est pas contradictoire avec le précédent, car il y a, chez ces dernières espèces, une bien moins grande différence de lignification entre la spirale et le reste de la paroi, que chez le *Frullania*. Chez le *Pellia*, par exemple, c'est à peine si les spirales sont lignifiées. Nous verrons d'ailleurs que, lorsque les élatères jouent un rôle mécanique, c'est plutôt par leur adhérence aux valves que par leur changement de forme.

Nous allons maintenant étudier en détail la structure de quelques sporogones, et vérifier comment, dans tous les cas, les mouvements des valves peuvent se déduire de leur structure, d'après les considérations qui viennent d'être exposées.

1° JUNGERMANNIA BICUSPIDATA.

Le sporogone des Jungermannes peut être pris comme type du sporogone des Hépatiques, autant pour sa structure que pour son mode de déhiscence. Les parois se composent en effet de deux assises de cellules portant des ornements dont la forme se retrouve chez la plupart des Hépatiques, et la déhiscence s'effectue par quatre valves égales.

Description de la déhiscence. — Observons d'abord les différents changements de forme que subissent les valves pendant la déhiscence; nous verrons ensuite comment l'étude de la

structure pourra nous rendre compte de ce que nous aurons observé. Chez le *Jungermannia bicuspidata*, le sporogone a une forme ovale, les quatre lignes de déhiscence sont situées suivant quatre méridiens équidistants. Lorsque, au moment de la maturité, l'atmosphère ambiante se trouve desséchée, on peut voir s'effectuer la déhiscence dans un espace de temps très restreint, en deux ou trois minutes, par exemple. Les quatre valves se séparent d'abord à partir de leur extrémité supérieure (pl. 10, fig. 37) ; elles s'écartent ensuite les unes des autres jusqu'à se placer à peu près dans un plan horizontal, puis elles se replient sur elles-mêmes suivant leur section transversale, de façon à former autant de cylindres dont la surface externe est formée par la face interne de la valve (pl. 10, fig. 38). La déhiscence peut donc être décomposée en deux temps : 1° écartement des valves par suite d'une courbure suivant la section longitudinale ; 2° reploiement des valves sur elles-mêmes parallèlement à la section transversale. Dans tous les cas, c'est la surface extérieure qui se contracte plus que la surface interne.

Pendant ce temps les spores et les élatères, qui formaient une sorte de feutrage à l'intérieur du sporogone, ont été mises en liberté. Lorsque les valves s'écartaient, on voyait leur face interne toute noire de spores, qui n'étaient pas encore tombées grâce aux élatères qui les reliaient en une masse; mais, à la suite du reploiement suivant la section transversale, on a vu tomber presque toutes les spores et les élatères. Chez les Jungermannes, la déformation des élatères sous l'influence des changements d'état hygrométrique n'est pas appréciable; on ne doit donc pas s'attendre à trouver à ces organes un rôle important dans la dissémination des spores. Il semble seulement que les élatères retardent la dissémination des spores, en les retenant sur les valves quelque temps encore après la déhiscence.

Structure des parois et explication de la déhiscence. — C'est seulement la paroi du sporogone qui joue un rôle actif

dans le phénomène que nous venons d'étudier. Les deux assises de cellules qui la composent ne sont pas identiques, quoique présentant de nombreux points de ressemblance. Dans les deux cas, les cellules sont orientées verticalement, au moins dans la partie inférieure et moyenne du sporogone, et portent des ornements; mais les cellules sont notablement plus larges dans l'épiderme que dans l'assise sous-épidermique, et les parties lignifiées sont plus abondantes dans le second cas que dans le premier.

Dans l'assise sous-épidermique les ornements sont en forme d'U, la base de l'U étant sur la face interne de la cellule; la face externe est complètement dépourvue de parties lignifiées. De plus, les plans de ces ornements sont parallèles à la section transversale du sporogone, excepté sur la partie supérieure au point de rencontre des quatre valves, où leur orientation devient quelconque.

Les cellules de l'épiderme ont dans leurs parois radiales des épaississements tout à fait semblables à ceux de l'assise sous-épidermique, mais ces épaississements ne se continuent pas sur la face interne; ils se prolongent sur la face externe (pl. 10, fig. 36), mais ne se rejoignent pas d'un bord à l'autre de la cellule. On voit donc en somme que, si l'on fait abstraction des bandes d'épaississement radiales qui ne jouent qu'un rôle secondaire dans la déhiscence, les ornements tangentiels se réduisent à des bandes transversales qui parcourent d'un bord à l'autre la face interne de l'assise sous-épidermique, et à de petits prolongements des ornements radiaux que nous voyons affleurer à la surface externe de l'épiderme, le plancher moyen ne présentant aucune sorte d'épaississement. C'est donc à l'antagonisme des deux surfaces des parois du sporogone qu'il faudra attribuer les mouvements des valves. Quelle que soit la direction que l'on considère sur ces deux surfaces, on voit que c'est la face externe qui contient le moins d'éléments lignifiés; c'est donc cette face qui devra se contracter le plus. On peut ainsi s'expliquer les deux mouvements que nous avons observés sur la valve. Nous avons remarqué

que celui de ces mouvements qui était le plus accentué était le reploiement suivant la section transversale; on s'en rend facilement compte en observant que c'est suivant cette direction que la différence de lignification entre les deux faces de la valve est la plus grande.

2° JUNGERMANNIA ALICULARIA.

La structure du sporogone varie très peu chez les différentes espèces de Jungermannes; elle peut cependant subir quelques modifications secondaires dues simplement au degré plus ou moins avancé de la lignification. Ces modifications n'entraînent d'ailleurs aucun changement dans le mode de déhiscence. Ainsi chez le *Jungermannia alicularia* la face externe de l'épiderme est complètement dépourvue d'ornements. Il y a seulement quelques bandes d'épaississements sur les parois radiales. De plus, en examinant la face interne des cellules sous-épidermiques, on voit que fréquemment les ornements subissent une solution de continuité soit au milieu de la cellule, soit sur les bords. Dans certains cas même, une branche de l'U manque complètement. En somme, on voit qu'il n'y a là que des différences de détail et que rien ne doit être changé dans l'explication de la déhiscence.

3° CALYPOGEIA TRICHOMANIS.

Le sporogone du *Calypogeia* diffère de celui des Jungermannes, surtout par la position des lignes de déhiscence et la forme des valves. Ces dernières sont toujours au nombre de quatre; mais, au lieu d'être délimitées par deux plans méridiens rectangulaires, elles constituent quatre bandes spirales qui s'enroulent autour du sporogone, comme l'indique la figure 41. Au moment de la déhiscence, chaque valve se déroule, devient rectiligne et puis se replie sur elle-même, comme cela a lieu chez les Jungermannes (fig. 42).

La structure de l'assise sous-épidermique est exactement la même que chez le *Jungermannia bicuspidata;* seulement les cellules, au lieu d'être allongées parallèlement à l'axe du sporogone, sont parallèles aux lignes de déhiscence. De plus, le plan des ornements étant toujours perpendiculaire à la plus grande direction des cellules, il s'ensuit que, malgré le changement de position des lignes de déhiscence, les ornements sont disposés, par rapport à l'ensemble de la valve, exactement de la même façon que chez les Jungermannes. Au moyen de cette remarque on peut s'expliquer pourquoi les valves se déroulent et deviennent rectilignes. En effet, la tension qui chez les Jungermannes faisait recourber les valves dans un plan vertical se trouve ici dirigée parallèlement aux lignes spirales de déhiscence. Les valves devront donc se dérouler pour la même raison qu'elles se recourbent verticalement chez les Jungermannes.

Les cellules de l'épiderme du *Calypogeia* ne portent pas d'ornements, elles sont à parois minces et peu résistantes; elles ne joueront donc pas de rôle actif dans la déhiscence. Les parois du sporogone que nous examinons sont donc tout à fait comparables à celle de certaines anthères, de l'anthère du Lychnis par exemple.

4° ANEURA PINGUIS.

Le sporogone de l'*Aneura* s'ouvre par quatre valves égales qui effectuent d'une façon bien nette les deux mouvements que nous avons décrits chez les Jungermannes. Elles s'écartent d'abord les unes des autres en se recourbant suivant leur longueur, puis elles se replient sur elles-mêmes suivant leur section transversale, de façon à former un petit cylindre dont la surface externe est formée par la face interne de la valve. A ce moment, l'ensemble du sporogone présente l'aspect d'une étoile à quatre branches comme chez les Jungermannes, avec une différence cependant qui caractérise le genre *Aneura :* les spores et les élatères, au lieu d'être disséminées irrégu-

lièrement à la surface des valves, se trouvent réunies en quatre petits amas (*m*) fixés à l'extrémité des valves (pl. 11, fig. 45).

Il est facile de se rendre compte de cette particularité. Nous avons vu, en effet, en étudiant le développement du sporogone, que dans la partie supérieure se trouvait un massif de cellules non différenciées en élatères ou en cellules-mères de spores (pl. 11, fig. 46). Ces cellules ont formé un tissu et constituent à la maturité une sorte de columelle incomplète; elles sont allongées verticalement et leurs parois portent des ornements lignifiés de même nature que ceux de l'assise sous-épidermique, mais de forme différente. Ici les ornements sont en forme de cercles orientés de façon différente, suivant la région que l'on considère. Dans la partie la plus rapprochée de la surface, les cellules sont polyédriques et les cercles sont orientés irrégulièrement. Dans tout le reste du massif, au contraire, où les cellules sont allongées verticalement, les ornements sont parallèles à une section transversale.

Sur la périphérie, et surtout vers la partie supérieure de cette fausse columelle, les cellules deviennent libres par une de leurs extrémités et forment une transition intéressante entre les élatères et les cellules du tissu sous-jacent. On peut voir en effet, sur la figure 46, que la plupart de ces cellules libres par une de leurs extrémités portent exactement les mêmes ornements annelés que celles auxquelles elles sont fixées; elles sont seulement terminées en pointe comme des élatères. D'autres, au contraire, au lieu d'anneaux, portent une spirale lignifiée en tout comparable à celles des vraies élatères; elles diffèrent seulement de ces dernières en ce que, au lieu d'être libres et effilées par leurs deux extrémités, elles sont fixées par leur partie inférieure; encore ce caractère n'a-t-il pas une grande importance, puisque chez d'autres espèces nous voyons les élatères normalement fixées aux parois du sporogone.

Entre les extrémités libres de ces élatères fixées, viennent s'enchevêtrer d'autres élatères complètement libres cette fois, puis les spores se mêlent aux élatères, le tout formant le petit amas noirâtre que nous avons vu retenu au sommet de chaque

valve. Avant la déhiscence, les quatre massifs de cellules annelées que nous venons de décrire étaient réunis en un seul; ils se sont séparés de la même façon que les valves : suivant deux plans rectangulaires, il y avait discontinuité entre les ornements de deux cellules voisines, ce qui a facilité la séparation.

Passons maintenant à l'examen des valves elles-mêmes. L'assise sous-épidermique présente des épaississements en forme d'U qui ne s'étendent pas sur la partie extérieure de la cellule. La figure 44 montre qu'en général le plan de ces ornements est perpendiculaire à la plus grande dimension des cellules, c'est-à-dire parallèle à une section transversale du sporogone. Sur les cellules de l'épiderme (pl. 11, fig. 43), on voit aussi des ornements plus épais que ceux de l'assise sous-épidermique, mais moins fortement colorés. L'épiderme, vu de face, a presque le même aspect que chez l'anthère de certaines Graminées; les cellules sont allongées verticalement, et on voit sur tout leur pourtour la section des ornements qui se prolonge un peu vers l'intérieur de la cellule sous forme de mamelon arrondi.

La forme que prennent les valves après la déhiscence se déduit très simplement de la structure que nous venons de décrire.

Les choses se passent comme chez les Jungermannes. En comparant les deux faces de la paroi du sporogone, on voit que la face externe devra se contracter davantage; la direction des ornements nous explique aussi pourquoi la courbure la plus accentuée est celle qui se produit suivant la section transversale.

5° PELLIA EPIPHYLLA.

Chez le *Pellia*, les choses se passent à peu près comme chez les autres Jungermanniées; il y a seulement quelques détails caractéristiques à signaler. Lorsque les quatre valves se séparent en se recourbant vers l'extérieur, elles laissent en place l'ensemble des spores et des élatères, qui constitue une sphère

verdâtre. Cela tient à ce que les élatères forment, comme nous l'avons vu, une sorte de columelle qui adhère à la base du sporogone; toutes les autres élatères, étant enchevêtrées les unes avec les autres, se trouvent ainsi reliées plus ou moins directement à la base du sporogone : c'est ce qui explique pourquoi elles ne sont pas entraînées par les valves. Les spores qui se trouvent enlacées par les élatères plus nombreuses, nous le savons, à la périphérie du sporogone, ne tombent pas au moment de la déhiscence. Mais peu à peu, soit sous l'action du vent ou de toute autre cause étrangère, les différentes parties du sporogone se désagrègent, les spores tombent, et il ne reste plus bientôt, à l'extrémité du pédoncule, qu'une petite touffe d'élatères. C'est en général dans cet état qu'on représente le sporogone du *Pellia*.

Il faut remarquer que le pédoncule, par son grand développement, est très propice au mode de dissémination des spores qui vient d'être décrit. On peut dire aussi que les élatères jouent un rôle, passif il est vrai, en retenant les spores pendant un certain temps et ne les laissant s'échapper que peu à peu, ce qui, évidemment, favorise la dissémination.

Les valves ne se conduisent pas tout à fait de la même façon que chez les espèces que nous venons d'étudier; elles se recourbent fortement vers l'extérieur, mais également dans tous les sens. Nous allons voir comment leur structure n'est pas compatible avec le reploiement transversal si accentué que nous avons signalé chez les Jungermannes et les *Aneura*. L'épiderme ne porte d'ornements que sur ses faces radiales, surtout au point de rencontre de plusieurs de ces faces. L'assise sous-épidermique est munie de bandes d'épaississement en forme d'U, qui ne s'étendent pas sur la face externe des cellules. Les plans de ces ornements, en général parallèles entre eux dans une même cellule, sont orientés de façons très différentes, si l'on passe d'une cellule à l'autre; la contraction des parois ne sera donc pas plus grande dans une direction que dans une autre : c'est ce qui explique la courbure régulière des valves.

6° FRULLANIA DILATATA.

Le sporogone du *Frullania* est à peu près sphérique, un peu allongé suivant son axe vertical; il s'ouvre par quatre valves (pl. 11, fig. 51), qui se recourbent de la même façon que chez le *Pellia;* la courbure longitudinale est notablement plus forte que chez le *Jungermannia*, tandis que le reploiement transversal est beaucoup plus faible. Ce qu'il y a surtout de caractéristique dans le cas qui nous occupe, c'est l'adhérence des élatères au sommet des valves et leur rôle dans la dissémination des spores.

Nous avons vu en effet comment les élatères du *Frullania* sont de celles qui changent de forme sous l'influence des variations d'état hygrométrique, se raccourcissant dans l'air sec et s'allongeant dans l'humidité. On sait, de plus, qu'avant la déhiscence les élatères sont situées verticalement dans le sporogone, et que pendant la déhiscence elles restent fixées par leur extrémité supérieure au sommet des valves. Ceci posé, il est facile de se rendre compte du rôle des élatères. Elles sont en effet entraînées par les valves, lorsque celles-ci se recourbent, et, dans ce mouvement de rotation de près de 180 degrés, elles brassent les spores qui étaient en contact avec elles et peuvent les projeter à l'extérieur, si la déhiscence s'effectue avec assez de rapidité. Si, chez le *Frullania*, les élatères peuvent jouer ce rôle d'agitateur ou de balai, cela tient à ce que : 1° elles restent fixées au sommet des valves ; 2° elles ont une rigidité relativement grande.

Voyons maintenant dans quelle mesure les propriétés hygroscopiques des élatères peuvent être utilisées pour la dissémination des spores. Sous l'action de la dessiccation qui se fait sentir pendant la déhiscence, les tours de spire se rapprochent et puis restent immobiles tant que la sécheresse persiste; il peut en résulter tout au plus un certain déplacement des spores, et, dans tous les cas, l'effet produit me paraît peu considérable. Le principal rôle des élatères résulte

donc, non de leur hygroscopicité, comme on le dit en général, mais de leur rigidité et de leur fixation au sommet des valves.

C'est donc, en somme, les valves qui jouent tout le rôle actif dans la dissémination des spores, puisque c'est par leur mouvement que les élatères sont entraînées. Voyons maintenant par quel mécanisme s'effectuent ces mouvements. Les parois du sporogone se composent de deux assises : l'épiderme et l'assise sous-épidermique. L'épiderme ne porte d'ornements que sur ses parois radiales, principalement aux points de rencontre de plusieurs de ces parois. On peut voir sur la figure 47 l'aspect de la surface externe de l'épiderme. L'assise sous-épidermique, dont la dimension radiale est bien moindre, a une structure plus complexe. Sa face interne, représentée par la figure 48, présente des épaississements (*l*) formant une sorte de réseau qui, au premier abord, pourrait être confondu avec les parois mêmes des cellules. En regardant avec attention, il est facile d'apercevoir ces parois, qui sont minces et non lignifiées. Au point où les bandes d'épaississement rencontrent les cloisons (*p*) radiales des cellules, elles se recourbent, pénètrent dans ces cloisons, et vont affleurer à la surface extérieure de la cellule, qui est elle-même dépourvue de parties lignifiées. En examinant la surface interne de l'assise sous-épidermique, il semble que les ornements se continuent simplement d'une cellule à l'autre sans quitter la face interne des cellules ; il faut faire une coupe pour bien se rendre compte de la structure.

Il est maintenant facile d'expliquer les mouvements des valves : c'est la face interne de l'assise sous-épidermique qui contient le plus d'éléments lignifiés, c'est donc elle qui se contractera le moins, et les valves se recourberont vers l'extérieur. De plus, comme les ornements sont orientés d'une façon quelconque, la différence de contraction sera la même dans toutes les directions ; c'est ce qui explique la courbure régulière des valves.

7° FOSSOMBRONIA CÆSPITIFORMIS.

Dans la famille des Jungermanniées, le genre *Fossombronia* est le seul dont le sporogone, au lieu de s'ouvrir par quatre fentes équidistantes, se déchire irrégulièrement au moment de la maturité. Il ne faudrait cependant pas croire que, dans cette déhiscence, les parois du sporogone ne jouent qu'un rôle passif et soient simplement brisées, soit par la pression du contenu du sporogone, soit par toute autre cause ; à part l'irrégularité des lignes de déhiscence, les choses se passent chez le *Fossombronia* comme chez les autres Jungermanniées : les parois du sporogone se contractent, sous l'action de la sécheresse de l'atmosphère, davantage sur leur face externe et provoquent ainsi la déhiscence. Si la déchirure est irrégulière, au lieu de se faire suivant quatre lignes déterminées, cela tient tout simplement à ce que les parois du sporogone ont une structure homogène, et qu'on n'y trouve pas, comme chez les autres Jungermanniées, des lignes de moindre résistance, qui sont des lignes de déhiscence désignées d'avance.

Examinons un sporogone en train de s'ouvrir. Nous voyons d'abord se former une fente irrégulière à sa surface ; puis les deux bords de la fente s'écartent, laissant voir les spores et les élatères ; finalement les parois ne forment plus qu'une sorte de plateau presque horizontal, supportant les spores et les élatères que le moindre choc pourra faire tomber. On peut suivre, sur les figures 54, 55 et 56, les principales phases de cette transformation.

L'examen de ces figures, aussi bien que l'observation de la déhiscence, nous montre une augmentation apparente du volume du contenu du sporogone ; on pourrait en conclure que c'est ce contenu qui a brisé les parois en se dilatant ; mais les spores et les élatères n'ont pas de mouvements propres, comme on peut le vérifier en les étudiant isolément ; on doit donc attribuer cette sorte de soulèvement des élatères à l'ébranle-

ment causé par les mouvements des parois. On conçoit en effet que, lorsque les parois, qui sont en contact intime avec les élatères, se recourbent, ces dernières peuvent être dérangées de la position qu'ils occupaient avant la déhiscence. Il est d'ailleurs facile de montrer que les parois du sporogone ont des mouvements propres; il suffit pour cela d'opérer comme pour les autres Hépatiques, d'exposer alternativement un sporogone à l'humidité et à la sécheresse : on le voit s'ouvrir et se fermer suivant les circonstances.

La structure des parois du sporogone vient d'ailleurs confirmer ce qui précède. Les cellules de l'épiderme sont complètement dépourvues d'ornements et ne peuvent jouer de rôle important. Les cellules de l'assise sous-épidermique, au contraire, portent sur leurs parois radiales des bandes d'épaississement qui se prolongent inégalement sur les deux faces tangentielles. En comparant les figures 52 et 53, on voit que la face interne renferme beaucoup plus d'éléments lignifiés que la face externe; les parois devront donc se recourber vers l'extérieur. Il faut cependant remarquer que la différence est bien moins grande que nous ne l'avons vu jusqu'ici chez les autres Hépatiques; aussi la différence de contraction paraît-elle être moindre que dans les autres cas.

8° TARGIONIA HYPOPHYLLA.

On sait que chez les *Targionia* le sporogone est renfermé dans un involucre de couleur noire, situé à l'extrémité et à la partie inférieure d'une fronde. Au moment de la maturité, cet involucre s'ouvre par une fente longitudinale et laisse voir les spores et les élatères. Les parois du sporogone se sont en effet déchirées irrégulièrement en même temps que l'involucre s'ouvrait, et ne paraissent jouer aucun rôle important dans la dissémination des spores. Celles-ci, mises en liberté après l'ouverture de l'involucre, peuvent tomber sur le sol par suite de leur position en dessous de la fronde, mais leur aire de dissémination ne peut être très grande.

Les parois du sporogone ont d'ailleurs une structure simple, de nature à nous faire prévoir la réduction de leur rôle. Elles se composent en effet d'une seule assise de cellules dont la consistance est très faible; les cloisons radiales portent des ornements peu développés, qui, dans certains cas, ne se prolongent pas du tout sur les parois tangentielles. Souvent ces ornements se continuent aussi bien sur la face interne que sur la face externe; dans d'autres cas, ils se prolongent seulement sur la face interne. La différence de contraction des deux faces est donc très faible, et on conçoit qu'elle ne puisse causer aucun mouvement appréciable de la paroi du sporogone qui se trouve, au moment de la maturité, appliquée comme une doublure sur la surface interne de l'involucre. La dissémination des spores s'effectue donc, chez le *Targionia*, d'une façon très simple. On sait que les choses se passent à peu près de la même façon chez les Ricciées et les Marchantiées.

IV

CONCLUSIONS.

Avant de terminer cette étude sur la génération asexuée des Hépatiques, il convient de jeter un coup d'œil sur l'ensemble du groupe et de voir dans quelle mesure les faits qui ont été observés peuvent concourir à fortifier ou bien à modifier les idées généralement reçues. Dans cet examen, deux catégories de caractères doivent fixer notre attention : 1° ceux qui, communs à tous les végétaux étudiés, servent à établir l'homogénéité de la famille, à la rendre naturelle, pour me servir d'une expression consacrée; 2° ceux qui, variant d'un genre à l'autre, d'une tribu à l'autre, nous servent à différencier ces genres et ces tribus et à les ranger dans un ordre en rapport avec le degré de parenté plus ou moins étroit qui les unit.

Nous allons étudier successivement ces deux sortes de ca-

ractères en passant en revue les différentes parties constituant la génération asexuée : les spores, les élatères, les parois du sporogone et le pied, considérés à leur état adulte et pendant leur développement.

1° CARACTÈRES COMMUNS.

1° *Développement.* — L'origne de la génération asexuée chez toutes les Hépatiques est un œuf unicellulaire renfermé dans un archégone, qu'on doit considérer comme appartenant à la génération sexuée. Dans tous les cas la segmentation commence par la formation d'une cloison perpendiculaire à la direction de l'archégone et se continue ensuite d'une façon plus ou moins régulière. La génération asexuée se trouve ainsi constituée à un moment donné par un parenchyme de cellules où l'on ne reconnaît encore aucun des organes de la plante adulte. Puis les cellules destinées à produire les élatères et les spores se distinguent des autres par leur contenu plus épais et plus abondant, sans toutefois se différencier entre elles. La mince couche de cellules qui entoure presque de toute part ce massif constituera les parois du sporogone; ce qui reste à la partie inférieure donnera le pied.

Suivons maintenant le développement de ces différentes parties. Les cellules à spores et à élatères munies d'un protoplasma très dense, d'un noyau très développé mais souvent privées de parois, se multiplient par bipartition pendant quelque temps. A un certain état de leur développement, elles sont rendues libres par la gélification des parois qui les réunissaient en tissu. C'est en général après cette période qu'elles se divisent en deux groupes : les unes se transforment en élatères, les autres deviennent des cellules-mères de spores.

Les cellules-mères continuent à s'accroître pendant longtemps encore, puis on voit apparaître à leur surface de petits sillons, premier indice d'une division en quatre spores. Pendant que ces sillons se creusent et accusent ainsi de plus en plus la

forme de tétrade que prend la cellule, le noyau se divise en quatre, puis le protoplasma se divise de même, et à partir de ce moment on peut dire que la division de la cellule-mère en quatre spores est consommée, les phénomènes qu'on observe ensuite étant d'un ordre tout à fait accessoire.

Les élatères ont une évolution encore plus simple que celle des cellules-mères de spores: elles s'allongent plus ou moins dans une direction ; leur protoplasma produit en général une grande quantité d'amidon, et ce n'est qu'à une époque très voisine de la maturité que se forment sur les parois les ornements spiralés qui caractérisent la plupart des élatères.

Il est à peine nécessaire de parler du développement des parois du sporogone et du pied. Les cellules des parois, après s'être divisées un certain nombre de fois, restent pendant une longue période à l'état de repos, et au moment de la maturité leur contenu disparaît en même temps que se forment les ornements que j'ai décrits chez un certain nombre d'espèces; en somme, leur histoire ressemble beaucoup à celle des élatères. Quant aux cellules du pied, elles se multiplient de façon à constituer au sporogone une base de sustentation suffisante et à pénétrer plus ou moins dans la plante mère pour servir de point d'attache et en même temps puiser les matières nutritives nécessaires à l'accroissement de la génération asexuée. Le pied est, de toutes les parties du sporogone, celle dont le développement est le plus simple, il n'est le siège d'aucune transformation importante, excepté l'élongation que nous avons décrite chez certaines espèces.

2° *État adulte.* — Les caractères communs que nous allons constater sur la plante adulte sont certainement moins nombreux et moins importants que ceux qui sont tirés du développement. Il faudra surtout remarquer que presque aucun des caractères de l'état adulte n'est complètement général, tandis que les autres le sont presque tous.

Les spores sont en général unicellulaires et à membrane cuticularisée; il faut cependant en excepter le *Pellia*, où les

spores sont pluricellulaires et à membrane mince. Les élatères, qu'on regarde d'ordinaire comme caractéristiques des Hépatiques, manquent complètement chez le *Riccia*, et ne sont représentées chez les autres Ricciées que par des cellules stériles.

Les parois du sporogone se composent d'une ou deux assises de cellules et se brisent à la maturité pour mettre les spores en liberté. Lorsque ces cellules possèdent des ornements bien développés, comme chez les Jungermanniées, la déhiscence du sporogone se produit régulièrement; elle est la conséquence de ce principe que les ornements lignifiés se contractent moins, sous l'action de la dessiccation, que les autres parties de la paroi. Lorsque les ornements font défaut ou sont peu développés, le sporogone se déchire irrégulièrement; c'est plutôt une destruction partielle des parois qu'une déhiscence régulière.

2° CARACTÈRES DIFFÉRENTIELS.

Dans cette seconde partie, il ne suffit pas de constater l'existence des différences qui existent entre les genres, il faut surtout apprécier la valeur de ces différences et indiquer le parti qu'on peut en tirer pour la classification. Comme on a l'habitude de classer les végétaux suivant une échelle plus ou moins ramifiée, en sorte que ceux qui sont les plus élevés sur cette échelle soient dits les plus perfectionnés, il faut définir préalablement ce qu'on entend par perfectionnement d'un être ou d'un organe. Un être est d'autant plus perfectionné qu'il est différencié en un plus grand nombre d'organes accomplissant des fonctions différentes, et que la différenciation de ces organes se produit plus tôt et plus rapidement. Un organe nous fournira donc des caractères d'autant plus précieux pour la classification que son apparition remontera plus haut dans la vie de la plante et qu'il sera mieux adapté à sa fonction. Ce sont là des principes généraux admis depuis longtemps par les naturalistes. Si l'on passe en revue les

diverses parties de la génération asexuée dans les différentes tribus d'Hépatiques, on verra que le groupement des Hépatiques fait d'après les caractères tirés de l'appareil végétatif est confirmé par l'étude du sporogone et de son développement.

1° *Spores.* — On admet généralement que les Ricciées sont les moins perfectionnées des Hépatiques et les Jungermanniées les plus élevées en organisation. L'étude des spores, plus encore dans leur mode de formation que dans leur forme adulte qui ne présente que de très faibles variations, est bien faite pour confirmer cette opinion. Chez les Ricciées, la masse du sporogone reste longtemps formée par un parenchyme homogène, et ce n'est qu'assez tard que les cellules-mères des spores sont mises en liberté. Les spores remplissent à elles seules, chez le *Riccia*, toute la cavité du porogone; chez les autres genres, elles sont mêlées à des cellules stériles dont elles ne se différencient qu'assez tard. Nous avons constaté chez les *Sphærocarpus* un arrêt de développement consistant en ce que les quatre spores provenant d'une même cellule restent toujours unies en une tétrade. Chez les Targioniées et les Marchantiées, le tissu sporifère reste encore assez longtemps à l'état de parenchyme, et dans les cas que j'ai observés c'est seulement pendant cette période que se produit la multiplication des cellules. Mais, dès que les parois mitoyennes se sont résorbées, on voit les cellules-mères se différencier nettement des élatères, ce qui ne se faisait que plus tard chez les Ricciées. Les quatre spores provenant d'une même cellule se séparent à la maturité, mais elles restent pendant longtemps réunies dans une enveloppe commune.

Chez les Jungermanniées, la différenciation est encore plus précoce. Dans les genres à thalle, tels que le *Pellia*, les cellules-mères ne sont mises en liberté que lorsqu'elles ont cessé de se multiplier, mais cela a lieu plus tôt que dans les tribus précédentes, et les quatre spores provenant d'une même

cellule acquièrent plus rapidement leur autonomie. En passant aux genres foliacés, comme le *Scapania*, on remarque encore quelques progrès. Les cellules-mères sont mises en liberté bien plus tôt que dans les autres genres, à un moment où elles sont encore en voie de division; on peut les distinguer des élatères avant qu'elles aient complètement fini de se diviser. La différenciation des cellules-mères est donc plus précoce chez le *Scapania* que chez le *Pellia*, mais elle l'est moins que chez le *Frullania*, qui me paraît devoir occuper la place la plus élevée dans la classification des Hépatiques. Nous avons vu, en effet, qu'au moment où le tissu destiné à donner naissance aux spores et aux élatères se compose d'une seule assise de cellules, les parois se gélifient et que les cellules sporigènes seules se divisent, tandis que les élatères s'allongent sans se diviser, ce qui les différencie en tant qu'élatères.

2° *Élatères.* — Les élatères étant l'organe le plus caractéristique des Hépatiques, on doit s'attendre à trouver, dans l'étude de leur forme et de leurs rapports avec les autres organes, notamment avec les spores, des caractères précieux pour la classification. Relativement à l'époque de leur différenciation en tant qu'élatères, il est évident qu'on peut dire d'elles ce qui a été dit pour les spores. Rappelons cependant que chez certaines Jungermanniées, notamment chez le *Frullania*, toutes les cellules à élatères sont formées alors que les cellules-mères de spores sont encore en voie de division. Donc, dans ce cas, les élatères se montrent à nous en même temps, bien entendu, que l'ensemble des cellules qui doivent donner les spores, mais toutefois avant les cellules-mères elles-mêmes.

Examinons maintenant les élatères dans leur structure, leur fonction et dans leurs rapports avec les spores. Chez les *Riccia*, elles font complètement défaut. Chez les autres Ricciées, le *Sphærocarpus*, par exemple, nous avons vu qu'elles étaient représentées par des cellules stériles dépourvues d'ornements,

à peu près isodiamétriques et se divisant en quatre comme les cellules-mères des spores. Ces cellules, peu différentes des cellules à spores, ne paraissent jouer aucun rôle. De plus, étant divisées en quatre, elles doivent plutôt être comparées à quatre élatères qu'à une seule. Donc, chez le *Sphærocarpus*, une élatère correspond à une seule spore.

Chez les Targioniées, les élatères sont bien développées et munies de plusieurs spirales très nettes; elles sont enchevêtrées avec les spores d'une façon très irrégulière et ne me paraissent jouer dans la dissémination des spores qu'un rôle tout à fait négligeable. Enfin, chacune d'elles correspond à une cellule-mère de spore.

Chez les Marchantiées, le *Reboulia*, par exemple, les choses se passent à peu près comme chez les Targioniées. Chez d'autres genres, tels que le *Marchantia*, les élatères présentent une disposition plus régulière : elles sont dirigées à peu près verticalement.

Dans la tribu des Jungermanniées, qui est la plus nombreuse et aussi la plus hétérogène, il y a lieu de distinguer plusieurs cas. Les genres frondacés, tels que le *Pellia* et l'*Aneura*, paraissent être aussi les moins perfectionnés dans leur génération asexuée. Lorsque les parois des cellules du tissu sporigène disparaissent, les cellules cessent de se diviser et se différencient en cellules-mères de spores et en élatères. Ces dernières sont ici encore l'équivalent d'une cellule-mère de spore, leur disposition est plus régulière que dans les tribus précédentes; chez l'*Aneura* elles rayonnent à partir du pôle supérieur du sporogone; chez le *Pellia*, au contraire, ce serait plutôt à partir du pôle inférieur. Elles sont en général libres; cependant quelques-unes restent encore fixées aux parois après la déhiscence, et c'est précisément par là qu'elles me paraissent jouer un rôle dans la dissémination des spores. Mais, comme nous l'avons vu, ce rôle est purement passif : il consiste seulement à retenir les spores quelque temps encore après la déhiscence pour rendre la dissémination plus lente et plus complète.

Les Jungermanniées à feuilles diffèrent des précédentes en ce que la résorption des parois du tissu sporigène est beaucoup plus précoce. Les cellules se divisent longtemps encore après avoir été mises en liberté. Ce n'est que plus tard que les élatères se distinguent des spores, et même après cette différenciation la division des cellules à spores continue; une élatère peut donc être considérée comme correspondant à plusieurs cellules-mères de spores.

C'est chez le *Frullania dilatata* que les élatères paraissent être arrivées à leur maximum de développement; alors que le tissu sporigène ne se compose que d'une seule assise de cellules, on peut déjà distinguer les élatères des cellules à spores, ces dernières continuant seules à se diviser; c'est ainsi qu'une cellule sporigène de même valeur morphologique qu'une élatère donne naissance à une file de dix à douze cellules-mères de spores. Les élatères ont donc, par rapport aux spores, une importance bien plus grande ici que dans les autres cas. Enfin elles jouent dans la dissémination des spores un rôle très net par leur adhérence aux valves, leur rigidité et même leurs mouvements.

3° *Parois du sporogone.* — Dans la tribu des Ricciées, les parois du sporogone se composent d'une seule assise de cellules dépourvues d'ornements. A la maturité il n'y a pas de déhiscence proprement dite, mais une simple déchirure irrégulière des parois. Chez les Targioniées et les Marchantiées, on voit apparaître des ornements sur les parois des cellules, mais il n'y a pas encore de déhiscence bien régulière.

C'est seulement chez les Jungermanniées que les parois du sporogone se composent de deux assises de cellules munies d'ornements qui sont la cause des mouvements des valves. Si l'on fait exception pour le *Fossombronia* dont le sporogone s'ouvre irrégulièrement, on peut dire que chez toutes les Jungermanniées la déhiscence se produit par quatre valves égales.

4° *Pied.* — Même dans cet organe, d'importance tout à fait secondaire, on peut observer quelques caractères intéressants. Dans le genre *Riccia* le pied fait complètement défaut, les parois du sporogone, on pourrait dire du sporange, se continuent simplement par-dessous le tissu sporigène. Chez les autres Ricciées il est formé d'un massif de cellules peu développé qui réunit le sporogone à la plante mère. Dans la tribu des Targioniées, le pied est un peu plus développé, mais présente toujours le même aspect. Il en est de même des Marchantiées; mais ici on peut dire qu'un allongement du pied serait inutile, les chapeaux qui portent le sporogone étant eux-mêmes munis d'un pédoncule assez élevé. La génération sexuée semble donc suppléer par une production spéciale à l'insuffisance des organes de la génération asexuée.

Chez les Jungermanniées au contraire, c'est le pied lui-même qui se charge d'élever le sporogone au-dessus de la plante mère. Pendant toute la durée du développement il reste très court et en apparence semblable à celui des autres Hépatiques. Mais si l'on étudie sa structure, on voit qu'il est formé de cellules aplaties et bourrées de grains d'amidon. A la maturité ces cellules s'allongent en consommant l'amidon qu'elles renferment, en quelques heures le pied a atteint une dimension plus que décuple de celle qu'il présentait d'abord.

Il résulte de cet examen que, quelle que soit la partie de la génération asexuée que l'on considère, les caractères observés tendent à confirmer le groupement des Hépatiques effectué seulement avec les caractères tirés de l'appareil végétatif de la génération sexuée. C'est ainsi que les Jungermanniées présentent, dans leur sporogone comme dans leur appareil végétatif, un degré de différenciation plus élevé que les autres tribus d'Hépatiques; parmi les Jungermanniées elles-mêmes, les genres foliacés se distinguent des genres à thalle par un perfectionnement plus grand de tous leurs organes. De même, quel que soit le point de vue où l'on se place, les Ricciées sont

les Hépatiques les moins élevées en organisation. D'ailleurs les caractères qui me paraissent avoir le plus d'intérêt dans cette question sont ceux tirés de la différenciation des tissus du sporogone en spores et en élatères, caractères sur lesquels j'ai longuement insisté.

(Ce travail a été fait au laboratoire des Recherches botaniques de l'École Normale supérieure.)

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 7.

Frullania dilatata.

Fig. 1. Coupe longitudinale dans un très jeune sporogone de *Frullania:* — *e*, épiderme; *e'*, assise sous-épidermique, ces deux assises formeront les parois du sporange; *s*, cellule destinée à fournir des spores et des élatères; *p*, cellule du pied; *r*, cellule qui s'enfoncera dans la plante mère.

Fig. 2. Coupe dans un sporogone un peu plus âgé; mêmes notations.

Fig. 3. Coupe dans un sporogone plus âgé, les cellules à spores *s* se différencient des cellules à élatères *el;* d'ailleurs mêmes notations que pour les figures précédentes.

Fig. 4. Coupe dans un sporogone plus âgé; mêmes notations.

Fig. 5. Partie d'une coupe longitudinale dans un sporogone plus âgé; mêmes notations.

Fig. 6. Portion de coupe longitudinale dans un sporogone plus âgé: — *el*, portion d'élatère; *s*, cellule-mère de spores.

Fig. 7. Portion de coupe transversale dans un sporogone au même état de développement que celui représenté par la figure 4 : — *s*, cellule à spores; *el*, élatère.

Fig. 8. Portion de coupe transversale dans un sporogone au même état de développement que celui représenté par la figure 5; mêmes notations.

Planche 8.

Fig. 9. Portion de coupe transversale dans un sporogone presque mûr: — *s*, cellule mère de spores; *el*, élatère ; *g*, matière gélatineuse qui sépare les différentes-cellules.

Fig. 10. Élatère en voie de développement : — *p*, protoplasma; *sp*, traînée granuleuse destinée à former la spirale.

Fig. 11. Élatère plus âgée; la spirale *sp* est déjà formée; il y a encore du protoplasma *p*.

Scapania compacta.

Fig. 12. Portion de coupe dans un sporogone très jeune, montrant quelques cellules du tissu sporigène déjà libres et en voie de division.

Fig. 13. Même figure pour un état de développement plus avancé; pas plus que dans la figure précédente, on ne distingue les cellules à spores des cellules à élatères.

Fig. 14. Même figure pour un état de développement plus avancé; on distingue les cellules à spores *s* des cellules à élatères *el*.

Pellia epiphylla.

Fig. 15. Coupe longitudinale dans un sporogone très jeune : — *e*, *e'*, cellules de l'épiderme et de l'assise sous-épidermique, destinées à former la paroi du sporogone; *s*, cellule du tissu sporigène encore liée avec ses voisines; *p*, cellule du pied.

Fig. 16. Coupe dans un sporogone plus âgé que le précédent; les cellules du tissu sporigène sont presque complètement indépendantes les unes des autres, et on commence à distinguer les cellules à spores *s* des cellules à élatères *el*; mêmes notations d'ailleurs.

Fig. 17. Coupe dans un sporogone encore plus âgé; les cellules à spores *s* se distinguent tout à fait des cellules à élatères *el*; mêmes notations.

Fig. 18. Portion de coupe dans un sporogone presque mûr : — *s*, cellule-mère de spores; *el*, élatère.

PLANCHE 9.

Fig. 19, 20, 21. Différents états de développement du pied du sporogone.

Fig. 22, 23, 24. Coupe longitudinale dans le pied aux trois états, correspondant aux figures 19, 20 et 21. A mesure que le pied s'accroît, les cellules s'allongent et l'amidon disparaît.

Aneura pinguis.

Fig. 25. Coupe longitudinale dans un sporogone très jeune : — *e*, *e'*, épiderme et assise sous-épidermique destinés à former les parois du sporogone; *s*, cellule du tissu sporigène; *p*, cellule du pied.

Fig. 26. Portion de coupe transversale dans un sporogone plus âgé : — *el*, élatères; *s*, cellule-mère de spore.

Fig. 27. La même chose que pour la figure 26, mais en section longitudinale.

Fig. 28. Coupe longitudinale dans un sporogone plus âgé.

Targionia hypophylla.

Fig. 29. Coupe transversale dans un sporogone très jeune : — *e*, épiderme; *s*, cellule du tissu sporigène.

Fig. 30. Même coupe dans un sporogone plus âgé ; les cellules à spores *s* commencent à se différencier des cellules à élatères *el*.

PLANCHE 10.

Fig. 31, 32, 33. Mêmes coupes dans des sporogones de plus en plus âgés; dans la figure 33, le protoplasma des cellules-mères s'est divisé en quatre parties correspondant aux quatre spores; mêmes notations que pour les figures précédentes.

Sphærocarpus terrestris.

Fig. 34. *s*, cellule-mère de spores dont le protoplasma est divisé en quatre parties; — *cs*, cellule stérile bourrée d'amidon et renfermant quatre noyaux *n*.

Jungermannia bicuspidata.

Fig. 35. Face interne de l'assise sous-épidermique : — *p*, paroi de cellule; *l*, bande d'épaississement lignifiée.

Fig. 36. Face externe de l'épiderme; mêmes notations.

Fig. 37. Sporogone commençant à s'ouvrir.

Fig. 38. Sporogone ouvert.

Calypogeia Trichomanis.

Fig. 39. Face interne de l'assise sous-épidermique : — *p*, paroi de cellule; *l*, bande d'épaississement lignifiée.

Fig. 40. Face externe de l'assise sous-épidermique; mêmes notations.

Fig. 41. Sporogone non ouvert: — *ld*, ligne de déhiscence.

Fig. 42. Sporogone ouvert.

PLANCHE 11.

Aneura pinguis.

Fig. 43. Face externe de l'épiderme : — *l*, bande d'épaississement lignifiée; *p*, paroi de cellule.

Fig. 44. Face interne de l'assise sous-épidermique; mêmes notations.

Fig. 45. Sporogone ouvert : — *m*, masse formée par l'ensemble des spores et des élatères.

Fig. 46. Coupe longitudinale dans la fausse columelle: — *e*, épiderme; *c*, cellule annelée; *el*, cellule spiralée.

Frullania dilatata.

Fig. 47. Face externe de l'épiderme : — *l*, bande d'épaississement liguifiée, *p*, paroi de cellule.

Fig. 48. Face interne de l'assise sous-épidermique ; mêmes notations.

Fig. 49. Portion d'élatère desséchée.

Fig. 50. La même, imbibée d'eau.

Fig. 51. Sporogone ouvert : — *el*, élatères persistantes.

Fossombronia cæspitiformis.

Fig. 52. Face interne de l'épiderme : — *l*, bande d'épaississement ligniliée ; *p*, paroi de cellule.

Fig. 53. Face externe de l'épiderme ; mêmes notations.

Fig. 54. Sporogone non encore ouvert.

Fig. 55. Sporogone commençant à s'ouvrir.

Fig. 56. Sporogone ouvert.

OBSERVATIONS SUR LES SANTALACÉES

Par M. Léon GUIGNARD.

Parmi les particularités d'organisation que présentent les Santalacées, l'une des plus intéressantes consiste dans la structure spéciale des organes reproducteurs femelles. De même que chez les Loranthacées, on y remarque une dégradation profonde, qui porte principalement sur les ovules et tend à les réduire à leur seule partie essentielle. Le parasitisme s'accompagne ainsi d'une infériorité qui affecte des organes que leur nature même semblerait devoir soustraire, plus que toute autre partie de la plante, à son influence. Cependant cette dégradation est moins prononcée chez les Santalacées que chez les Loranthacées, de sorte que les premières établissent le passage à la forme et à la structure ordinaires des organes en question chez les autres Angiospermes.

Au point de vue qui nous occupe, les Loranthacées paraissent aujourd'hui assez bien connues, grâce aux mémoires déjà anciens de Griffith, Decaisne, Hofmeister, et surtout aux travaux plus récents de M. Van Tieghem et de M. Treub. Par suite de son séjour dans les régions tropicales, ce dernier observateur a pu profiter des matériaux frais qu'il avait sous la main pour suivre en détail l'évolution des placentas, des « ovules » et des embryons du *Loranthus sphærocarpus* et du *Viscum articulatum*.

Les premières recherches faites dans le même sens sur les Santalacées sont dues à Griffith (1), qui étudia le *Santalum album* et l'*Osyris Nepalensis*. Bientôt après, Hof-

(1) W. Griffith, *On the Ovulum of* Santalum, Osyris, Loranthus *and* Viscum *Trans. of the Linn. Soc.*, t. XIX, 1844).

meister publia dans deux mémoires successifs (1) les résultats de ses observations sur le *Thesium*. Schacht examina ensuite longuement le sac embryonnaire du *Santalum album*, si remarquable par sa forme et son accroissement à l'extérieur du nucelle ovulaire. Plus récemment, dans le cours de ses recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames, M. Strasburger (2) crut trouver chez cette plante une nouvelle anomalie consistant dans la présence constante de deux oosphères, au lieu d'une seule comme chez les autres Angiospermes. Le *Santalum* était la seule plante connue pour présenter une semblable exception.

Dès lors on pouvait se demander si l'on ne rencontrerait pas des particularités analogues chez d'autres représentants du même groupe; en outre, il était à désirer qu'on fît pour les Santalacées ce que M. Treub avait fait pour les Loranthacées. C'est là la raison qui m'engage à publier les observations qui suivent, bien que, terminées depuis peu de temps, elles aient perdu aujourd'hui une partie de leur intérêt. Déjà, en effet, la curieuse exception signalée plus haut touchant l'appareil sexuel du *Santalum album* n'existe plus : M. Strasburger (3) vient de rectifier ses premières observations et de nous apprendre qu'il ne possède qu'une seule oosphère et qu'il est par suite constitué comme celui des autres Angiospermes. Il ne reste donc plus qu'à apporter simplement la confirmation du fait. L'histoire du *Santalum album* étant connue, je m'occuperai surtout de nos deux genres indigènes *Thesium* et *Osyris*.

(1) Hofmeister, *Neuere Beobacht. über Embryobild. der Phanerog.* (*Prinsgh. Jahrb.*, 1858). — *Neue Beiträge zur Kentniss der Embryobild. der Phanerog.*, 1859.

(2) Strasburger, *Befrucht. und Zelltheil.*, 1878.

(3) Strasburger, *Zu* Santalum *und* Daphne (*Berichte der Bot. Gesellsch.*, 1885).

I

On sait que la fleur des *Thesium* (*Th. humifusum*, *alpinum*, *divaricatum*, etc.) est hermaphrodite avec quatre ou cinq sépales, quatre ou cinq étamines superposées à ces derniers, et un pistil composé de trois carpelles concrescents en un ovaire uniloculaire. M. Van Tieghem (1) en a étudié la structure anatomique, par comparaison avec celle des Primulacées et celle du Gui, et en se plaçant au point de vue de la nature morphologique du placenta central. Mes recherches personnelles, tout en étant dirigées vers un autre but, permettraient de confirmer entièrement, s'il en était besoin, l'opinion de l'éminent professeur sur l'origine appendiculaire de cet organe; il est par conséquent inutile d'insister sur ce point, et je renvoie simplement le lecteur à mes figures indiquant la la course des faisceaux vasculaires.

Le mamelon floral, ovoïde à l'origine, produit successivement les sépales, les étamines et les carpelles (pl. 12, fig. 1, 2 et 3). Au centre, le tissu du mamelon est recouvert peu à peu par ces derniers et prend bientôt la forme d'un placenta hémisphérique, dont l'indépendance est facile à voir sur la coupe longitudinale de la fleur (fig. 4). Je ferai remarquer de suite que, dans le *Loranthus sphærocarpus* (2), le mamelon placentaire n'apparaît au fond de la cavité ovarienne qu'après la formation de cette cavité par union des carpelles dans leur partie supérieure. Il semblerait donc au premier abord que, dans le *Thesium*, le placenta se forme avant l'ovaire; en réalité, le développement de l'un et de l'autre est simultané.

Quand le placenta est complètement recouvert par les carpelles concrescents, dont la partie supérieure libre s'allonge

(1) Van Tieghem, *Anatomie de la fleur des Santalacées* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 5e série, t. XII).

(2) Treub, *Observations sur les Loranthacées* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XIII).

pour former le style, et qu'il se montre renflé en massue, on voit trois proéminences latérales se dessiner pour former les trois « ovules », ou plus exactement les trois nucelles ovulaires. On verra plus loin, en effet, que l'ovule est toujours réduit au nucelle. Le mamelon placentaire ne contracte pas de soudure avec la paroi ovarienne, comme dans le *Loranthus*, où l'union se produit entre cette paroi et le tissu interposé aux nucelles, qui sont au nombre de trois ou quatre. La coupe, représentée dans la figure 5, passe par l'une des trois proéminences dont la structure interne est vue à un grossissement plus fort dans la figure 9. Déjà, en observant même un état moins avancé (fig. 4), on pouvait remarquer latéralement, sous l'épiderme du mamelon placentaire encore découvert au sommet, quelques cellules *cm* plus grandes que leurs voisines (fig. 8). Ces cellules s'allongent dans le sens radial (fig. 9); en même temps l'accroissement du tissu se fait principalement au-dessus d'elles, de sorte que la proéminence latérale formée par elles devient de plus en plus saillante et qu'elles se trouvent bientôt ramenées vers le bas (fig. 10). C'est ainsi que le nucelle prend naissance.

Les grandes cellules sous-épidermiques *cm* sont des cellules-mères primordiales de sacs embryonnaires; la coupe longitudinale en montre aussi souvent deux qu'une, très rarement davantage.

Trois nucelles se forment de la sorte au sommet du placenta qui, pendant ce temps, s'allonge de plus en plus. Chacun d'eux est opposé à un carpelle. La cavité ovarienne est alors entièrement close. Mais le placenta, continuant à s'allonger après avoir produit les nucelles ovulaires, ne tarde pas à dépasser la longueur de la cavité ovarienne et à se contourner dans sa partie supérieure (fig. 6). Par suite, les trois nucelles sont toujours au contact de la paroi supérieure de la cavité; la figure 7 les montre à un grossissement plus fort que la précédente, avec la disposition qu'ils affectent le plus souvent.

Si, à ce stade, on dirige une coupe longitudinale à travers un nucelle et dans son plan d'insertion, on voit que les cellules-

mères primordiales ont subi une ou deux divisions transversales (fig. 11). Le tissu latéral et sous-jacent s'est accru en même temps de manière à communiquer au nucelle sa forme définitive. Rarement les cellules-mères primordiales produisent une calotte, d'ailleurs très réduite. Presque toujours, quand il y a deux cellules-mères primordiales, une seule continue son développement et se subdivise en trois cellules-filles superposées, dont l'inférieure apparaît plus grande dès le début et s'agrandit rapidement pour donner le sac embryonnaire (fig. 11). Il n'y a pas d'anticlines, contrairement à ce qui paraît exister dans quelques Loranthacées.

Les trois nucelles présentent ordinairement le même développement; mais bientôt un seul continue son évolution, les deux autres s'atrophient, et il n'y a plus tard qu'un sac embryonnaire normalement constitué.

Pendant que la cellule-fille inférieure (supérieure dans la figure 11) s'agrandit pour donner le sac, elle divise son noyau d'abord en deux (fig. 12); puis chacun de ces derniers se partage à son tour, mais sans qu'il y ait toujours simultanéité dans la division. On trouve parfois des états semblables à celui de la figure 13, où le noyau de la base est resté indivis, tandis que celui du sommet s'est partagé. Les divisions ultérieures sont très difficiles à suivre en raison de la petitesse des noyaux (fig. 14, 15); les antipodes ne se constituent pas à l'état de cellules au fond du sac, leurs noyaux disparaissent très rapidement. J'ai constaté la fusion des deux noyaux polaires donnant le noyau secondaire du sac embryonnaire. Au sommet du sac, les deux synergides, pourvues de très petits noyaux (fig. 15), se distinguent facilement de l'oosphère insérée latéralement et en général du côté interne, c'est-à-dire le plus voisin du placenta. L'oosphère possède d'ailleurs une membrane plus visible et un noyau plus gros (fig. 16); elle descend presque jusqu'au centre du renflement supérieur du sac embryonnaire (1). Le noyau secondaire est très rapproché d'elle;

(1) On peut constater, dans l'oosphère, la présence de leucites, qui, après la

il atteint un volume relativement considérable. Il est assez rare de trouver l'appareil sexuel sur le côté du sac embryonnaire qui est tourné vers l'extérieur et ordinairement à nu dans la cavité ovarienne par suite de la résorption du tissu nucellaire (pl. 13, fig. 18).

Tandis que l'appareil sexuel se constitue de la façon indiquée (il est inutile de montrer comment Hofmeister s'est mépris sur ce point), le sac embryonnaire s'allonge constamment à la base. Il pénètre dans le tissu du placenta, où il se recourbe pour descendre au centre, en détruisant les cellules étroites et allongées qui représentent le système vasculaire non différencié de cet organe (pl. 12, fig. 15, 16, et pl. 13, fig. 17 et suivantes). Le cul-de-sac ainsi formé ne contient qu'une substance réfringente et amorphe. Le sac embryonnaire ressemble alors à une cornue ou à un ballon à col recourbé, et, comme en général le tissu du nucelle est détruit sur une partie de sa surface, il fait une légère saillie dans la cavité de l'ovaire, dont il touche souvent la paroi.

Les tubes polliniques qui descendent à travers le tissu conducteur du style sont très grêles ; la figure 18 en montre un qui s'est avancé jusqu'au sommet du sac, à la surface duquel il s'aplatit légèrement. Par suite des difficultés de l'observation, qui proviennent surtout de la petitesse des tubes polliniques, je n'ai pu voir exactement la façon dont se comporte la substance nucléaire du tube arrivé au contact du sac ; mais, un peu plus tard, dans un sac embryonnaire présentant déjà deux cellules d'albumen, j'ai trouvé dans l'oosphère deux noyaux accolés et paraissant en voie de fusion (fig. 19). La comparaison d'un certain nombre de sacs embryonnaires au moment où les premières cellules d'albumen se forment me porte à penser qu'il s'agit bien là de la fusion du noyau mâle avec le noyau femelle, telle que l'a fait connaître M. Strasburger. On pourrait croire, il est vrai, à la division du noyau de l'œuf,

fécondation, se chargent de substance amylacée et produiront aussi par division les leucites du corps embryonnaire.

aprés la fécondation, en raison de la formation des premières cellules d'albumen; mais, dans la préparation de la figure 19, les deux noyaux étaient en contact; en outre, l'œuf demeure assez longtemps indivis après la fécondation, comme le prouvent les nombreux sacs embryonnaires qui ont passé sous mes yeux. Inséré sur la paroi latérale du sac embryonnaire et pourvu d'une membrane cellulosique, l'œuf, après sa formation, possède un noyau plus gros que celui de l'oosphère (comparez les figures 17 et 18 aux figures 20 et 21); le plus souvent, de la substance amylacée apparaît dans les leucites qu'il contient et persiste jusqu'au premier cloisonnement. Un semblable retard dans les divisions de l'œuf se remarque aussi chez l'*Osyris* et le *Santalum*.

La position qu'il occupe sur le côté interne ou externe du sac embryonnaire, dans les figures 19, 20 et 21, s'explique par la saillie que fait le sac en détruisant le tissu du nucelle; mais le grand axe de l'embryon, d'abord transversal, ne tarde pas à devenir longitudinal, c'est-à-dire parallèle à la direction du sac embryonnaire (fig. 22, 24).

Aussitôt après la fécondation, le gros noyau secondaire du sac embryonnaire, situé, comme on l'a vu plus haut, très près de l'oosphère, se divise en deux noyaux, entre lesquels apparaît immédiatement une cloison qui sépare la cavité du sac embryonnaire en deux parties : une antérieure, qui renferme l'embryon et sera le siège de l'albumen ; une postérieure, qui ne contiendra que le noyau-fille issu de la première division du noyau secondaire. Ce noyau-fille deviendra relativement très volumineux, mais ne se divisera plus (fig. 22, 24). On le retrouve encore au sommet de l'albumen peu de temps avant la maturité de la graine. Comme il devient rapidement aussi gros que le noyau secondaire et qu'il occupe à peu près la même position que lui, on devait fatalement, avant la découverte de M. Strasburger sur l'origine de l'albumen, se tromper, comme l'a fait Hofmeister, sur sa nature et son origine. En raison des anomalies qu'on peut s'attendre à rencontrer dans les plantes dont il s'agit, et en présence de

certains faits avancés, au moment où j'ai commencé ces observations, par Darapsky et Prohaska (1) qui prétendaient que l'albumen, dans les *Daphne*, naît par formation libre sur la paroi du sac embryonnaire, contrairement à la règle générale, j'ai tenu à me renseigner exactement sur ce point, ce qui exige des observations nombreuses, car il faut avoir la chance de tomber sur un des stades de la division. M. Strasburger (2) a contredit récemment les assertions des auteurs précités. Quant au *Thesium*, c'est un nouvel exemple à ajouter à ceux, encore peu nombreux, où l'observation directe de la division du noyau secondaire du sac embryonnaire a pu être faite.

C'est donc dans la partie du sac embryonnaire située presque tout entière hors du nucelle que l'albumen se forme et s'accroît. Les premières cellules sont grandes et pourvues de membranes délicates (fig. 19, 20, 21) ; en se multipliant, elles entourent le petit embryon, qui reste quelque temps encore accolé à la paroi du sac, tout en commençant à tourner vers le bas son extrémité antérieure (fig. 22). A cette phase du développement, la coupe longitudinale de la fleur offre l'aspect représenté dans la figure 23 ; l'albumen comprime le placenta dans la partie supérieure de la cavité ovarienne ; les deux nucelles stériles sont écrasés et disparaissent ; le cul-de-sac embryonnaire descend jusque dans le tiers inférieur du placenta. Bientôt, le tissu carpellaire, encore intact et même accru après la fécondation, se détruit dans la partie supérieure de l'ovaire, au pourtour de l'albumen (fig. 25 et 26) ; puis la résorption s'étend dans tous les sens, jusqu'à ce que l'albumen arrive au contact d'une couche cellulaire spéciale qui appartient à la paroi de l'ovaire et sur laquelle je reviendrai dans un instant (fig. 29, *ct*).

Je dois faire remarquer auparavant que l'embryon, dépourvu de suspenseur, contrairement à l'opinion de Hofmeister, se sépare à un moment donné, par suite de l'accrois-

(1) *Bot. Zeit.*, 1883.
(2) *Bericht. der deutsch. Bot. Gesellsch.*, 1884 et 1885.

sement constant de l'albumen qui l'entoure, de la paroi du sac embryonnaire à laquelle il adhérait jusque-là par sa base organique, c'est-à-dire par la partie qui correspond à la radicule. Dès lors, il est entouré de toutes parts par l'albumen, tout en restant rapproché de la cloison primitive qui a divisé le sac embryonnaire en deux compartiments après la fécondation (fig. 24, 25, 26, *em*), et au-dessus de laquelle on voit toujours le gros noyau stérile dont il a été question plus haut. Tandis que le parenchyme ovarien contient de l'amidon, le tissu de l'albumen est rempli d'aleurone.

L'embryon du *Thesium* ressemble beaucoup, par les segmentations et la différenciation des tissus, à ces embryons privés de suspenseur que j'ai signalés dans beaucoup de Légumineuses. L'origine de la coiffe est déjà visible longtemps avant l'apparition des cotylédons, ainsi que l'indique le dédoublement tangentiel de l'épiderme dans la figure 28, qui représente la coupe longitudinale grossie de l'embryon de la figure 26. A la maturité, la région hypocotylée est fortement renflée ; les deux cotylédons sont courts et étroits (fig. 29). L'embryon occupe exactement l'axe de la graine au milieu de l'albumen. La coiffe est formée de plusieurs assises de cellules au sommet radiculaire (fig. 30).

La graine du *Thesium* n'a pas de tégument propre, puisqu'il n'y avait pas de tégument ovulaire ; mais la paroi ovarienne y supplée. La couche destinée à revêtir l'albumen commence à se différencier au moment où il prend naissance. Elle est comprise entre les faisceaux libéro-ligneux assez développés qui se rendent aux sépales, et ceux plus grêles et très réduits qui sont plus internes et appartiennent aux carpelles (fig. 23, *ct*). Tant que l'albumen est encore peu développé, cette couche, formée de cellules plus petites que celles du tissu carpellaire adjacent, est riche en amidon ; elle établit une démarcation entre le parenchyme du calice et celui du pistil, bien que ses membranes cellulaires ne soient pas encore épaissies. Ce n'est qu'à une période plus avancée, correspon-pondant à celle que représente la figure 25, que les cellules

isodiamétriques qui la forment épaississent leurs membranes et perdent leur amidon. Les faisceaux carpellaires se trouvent englobés dans sa partie interne, tandis que les faisceaux communs qui se rendent aux sépales et aux étamines restent en dehors et séparés d'elle par quelques assises cellulaires qui s'épaissiront aussi, il est vrai, en même temps que les cellules de la zone extérieure de l'ovaire, mais s'en distingueront facilement par leur forme aplatie. La différence d'aspect s'accentue de plus en plus jusqu'à la maturité. Au sommet, là où la cavité ovarienne se prolongeait en cône dans la base du style, au-dessus du placenta, les éléments de la couche sclérifiée sont simplement juxtaposés, comme au micropyle d'une graine ordinaire, de façon à laisser un conduit facilement perméable à l'eau nécessaire à la germination.

II

Étudions maintenant comparativement l'*Osyris alba*.

Quoique unisexuée, la fleur femelle porte des étamines dont le pollen n'atteint pas son développement complet. La course des faisceaux y est la même que dans le *Thesium*, mais ceux des carpelles et du placenta sont beaucoup plus développés, même dans le jeune âge. La soudure des carpelles, dans leur partie stylaire, laisse au centre du style un étroit canal. Le placenta produit aussi vers son sommet trois mamelons ovulaires qui tournent d'abord leur extrémité vers le bas, comme dans le *Thesium*, mais se recourbent bientôt vers le haut en continuant à s'allonger (pl. 14, fig. 31). Le placenta, d'abord court et peu développé, augmente ensuite de volume et s'élargit dans sa partie supérieure quand les ovules ont pris leur courbure définitive (fig. 32, 33). La cavité ovarienne est comparativement plus grande que celle du *Thesium* (fig. 31). Les nucelles sont plus allongés que dans ce dernier et pourvus d'un funicule recourbé.

Le sac embryonnaire tire son origine d'une cellule sous-épidermique axile, qui ne commence son évolution qu'après que l'ovule a atteint sa longueur définitive. Cette cellule est presque toujours unique. Elle se partage d'abord en deux cellules inégales, dont la supérieure forme une calotte ; l'inférieure se divise en trois et évolue comme dans le *Thesium* (fig. 34).

Les divisions des noyaux dans le sac embryonnaire marchent parallèlement avec la destruction du nucelle au sommet (fig. 35 à 39). Après la formation des deux tétrades, le sac s'allonge à la base en détruisant quelques files de cellules qui représentent le faisceau fibro-vasculaire de l'ovule, et dont il suit exactement le trajet en remontant dans le placenta (fig. 39). Les antipodes restent visibles tant que le cul-de-sac qui les renferme ne s'est pas encore allongé vers le haut. Le sommet du sac embryonnaire est coiffé d'un petit amas de substance amorphe, jaunâtre et réfringente, situé au-dessus des synergides.

Il est à remarquer que dans l'*Osyris*, les trois nucelles peuvent donner chacun un sac embryonnaire avec appareil sexuel normalement constitué. Les sacs embryonnaires sont toujours complètement nus dans leur moitié supérieure. Les figures 37 et 40 en représentent deux, tels qu'on peut les voir successivement en faisant varier la mise au point ; elles sont donc un peu schématiques, de façon à montrer que les culs-de-sac se réunissent en un seul pour descendre dans le placenta et jusque dans le tissu homogène formé par la concrescence de cet organe et des carpelles, dont il est une dépendance.

L'un des deux sacs embryonnaires de la figure 40 est représenté fortement grossi dans la figure 41. Les synergides s'allongent au sommet en une pointe qui paraît finement striée ; leurs noyaux surmontent une vacuole. L'oosphère s'insère latéralement sur la paroi et possède un noyau relativement gros et entouré d'un protoplasma chargé de granulations de nature protéique. A une assez grande distance de l'appareil sexuel, près du cul-de-sac qui se recourbe et remonte dans le placenta,

se trouve le gros noyau secondaire du sac embryonnaire ; les antipodes ont disparu.

La fécondation peut avoir lieu dans chacun des trois sacs embryonnaires accolés au placenta ; mais il n'y a qu'un œuf qui se développe en embryon. Son cloisonnement est même plus tardif que dans le *Thesium* ; de sorte que les cellules de l'albumen remplissent déjà la partie élargie du sac embryonnaire, alors que l'œuf n'a encore subi aucune partition.

La figure 42 montre, à un faible grossissement, la forme que prend le sac embryonnaire après la fécondation. La situation du noyau secondaire, loin du sommet, comme on l'a vu (fig. 41), explique comment la partie supérieure du sac s'élargit moins tout d'abord que la partie inférieure qui avoisine le cul-de-sac. A gauche de la figure 42, on voit un nucelle stérile qui n'a même pas donné de sac embryonnaire ; à droite, le sac contient au sommet un embryon indivis, et, au-dessous, un petit nombre de grandes cellules d'albumen qui, à aucun moment, n'envahiront le cul-de-sac dans lequel on trouve souvent des grains d'amidon et toujours une substance amorphe, réfringente, provenant de la résorption des tissus environnants. Ce prolongement du sac embryonnaire, qui occupe la place du système vasculaire et en suit le trajet, est un organe absorbant comparable aux expansions tubuleuses qu'on rencontre dans le sac embryonnaire de quelques autres plantes et qui paraissent surtout avoir un rôle physiologique à remplir.

Griffith (1), le seul qui ait étudié un représentant du genre *Osyris*, a assez bien décrit la disposition du sac embryonnaire dans la cavité ovarienne et le nucelle de l'*O. nepalensis* ; mais il croyait, entre autres choses erronées qu'il est inutile de réfuter aujourd'hui, que l'albumen, au lieu de se former dans l'intérieur du sac, « se dépose » relativement tard sur sa paroi externe. Les premiers stades du développement lui avaient échappé, et il avait été induit en erreur par la courbure de la

(1) *Loc. cit.*, p. 191.

cloison qui se forme après la division du noyau secondaire et sépare la partie profonde et rétrécie du sac embryonnaire de la partie antérieure élargie, en tournant sa convexité vers l'extérieur, comme cela a lieu aussi dans le *Thesium*.

La figure 43 montre clairement la course des faisceaux dans les tissus de l'ovaire et l'origine du système vasculaire du placenta. Il est manifeste que ce système part des faisceaux carpellaires, au voisinage du point où ils se séparent des faisceaux destinés aux sépales, ce qu'on voit bien aussi dans les figures 37 et 44.

L'embryon de l'*Osyris* présente à l'origine les mêmes cloisonnements et plus tard la même structure que celui du *Thesium;* il est également dépourvu de suspenseur. La figure 45 montre, à un grossissement assez fort, l'embryon qu'on remarque dans la partie supérieure de l'albumen de la figure 44. A la maturité, les cotylédons sont relativement plus développés que dans le *Thesium*.

Pendant que le parenchyme ovarien se détruit pour faire place à l'albumen, la zone *ct*, de couleur grise (fig. 43 et 44), comprise entre les faisceaux du calice *fs* et ceux des carpelles *fc*, commence à se sclérifier pour fournir le tégument de la graine. Les premiers faisceaux restent en dehors de cette zone, dont ils sont même séparés par quelques assises cellulaires à parois rougeâtres comme celles de la couche externe du fruit. Les seconds sont englobés dans la partie interne de la zone grise, qui se sclérifie. On peut ainsi distinguer, plus facilement encore que dans le *Thesium*, le tissu qui appartient au calice de celui qui forme la partie externe du parenchyme des carpelles. La seule différence qui existe entre les fruits dans ces deux genres, consiste en ce que la couche externe est plus épaisse dans l'*Osyris* que dans le *Thesium*.

On voit, en résumé, que le développement des diverses parties de la fleur femelle fécondée de l'*Osyris* présente de grandes analogies avec celui du *Thesium*.

Il me reste peu de chose à ajouter sur le *Santalum*, qui,

plus qu'aucune autre plante, a depuis longtemps attiré l'attention des embryologistes. Les observations toutes récentes de M. Strasburger (1) me dispensent d'insister sur la constitution de l'appareil sexuel, conformé essentiellement comme dans les deux genres qui viennent d'être examinés en détail. Lorsque le sac embryonnaire est parvenu à l'état adulte, sa membrane amincie se résorbe au sommet (fig. 48). La partie supérieure des synergides offre des stries présentant, à un fort grossissement, des pores très fins, remplis d'un contenu plasmique qui se colore en jaune-brun par le chloroiodure de zinc. C'était là, comme on le sait, « l'appareil filamenteux » de Schacht. Le noyau de chaque synergide surmonte une vacuole rarement visible dans les matériaux conservés dans l'alcool. Au-dessus de ce noyau, les synergides sont étranglées par une crête annulaire de la paroi interne du sac embryonnaire. L'oosphère s'insère au-dessous de la partie striée et de la crête annulaire; elle descend par suite plus bas que les synergides, comme c'est d'ailleurs la règle générale; elle contient presque toujours de nombreux leucites amylacés. Schacht n'avait aperçu, avant la fécondation, que deux « vésicules embryonnaires »; c'étaient évidemment les synergides. Si plus tard M. Strasburger crut y trouver deux oosphères, c'est que, d'après son opinoin actuelle, l'une des synergides s'était entourée, après la fécondation, d'une membrane de cellulose et persistait à côté de l'œuf. Quant au noyau secondaire du sac embryonnaire, il est situé, comme chez l'*Osyris*, dans la partie du sac qui touche au nucelle; de même aussi que dans le *Thesium* et l'*Osyris*, l'un des deux noyaux qui résultent de la bipartition du noyau secondaire est séparé aussitôt de son congénère par le cloisonnement transversal de la cavité du sac et ne se divisera pas. Les figures 46 à 49 indiquent la disposition et les rapports des différentes parties de la fleur femelle, considérées à quelques-uns des stades du développement. Les tubes polliniques sont très gros dans le *Santalum*.

(1) Strasburger, *loc. cit.*, p. 106.

En résumé, les principales analogies et différences de structure présentées par les trois genres de Santalacées dont il vient d'être question sont les suivantes :

Dans le *Thesium*, les nucelles insérés vers le sommet d'un long placenta ont toujours une direction descendante. Un seul d'entre eux donne, dans la plupart des cas, un sac embryonnaire qui détruit le nucelle sur une partie de sa surface seulement et qui, par conséquent, est incomplètement recouvert par lui au moment de la fécondation. Élargi et renflé à son sommet organique, qui renferme l'appareil sexuel, le sac embryonnaire est presque en contact avec la paroi de la cavité ovarienne, dans laquelle il ne pourrait prendre une direction ascendante; la distance qui le sépare de la base du style est d'ailleurs fort courte.

Dans l'*Osyris*, chacun des trois mamelons ovulaires qui donneront les nucelles dirige d'abord son sommet vers le bas de la cavité ovarienne; après l'avoir atteint, le jeune nucelle se recourbe et se redresse en s'accolant au placenta, ce qui devient possible ici en raison de l'espace libre qui existe entre ce dernier organe et la paroi ovarienne. Le sac embryonnaire détruit presque toute la partie redressée du nucelle, tout en conservant le même diamètre; son sommet allongé en pointe loge l'appareil sexuel et se trouve, en définitive, comme dans le *Thesium*, à proximité de la base du style.

Dans le *Santalum*, le nucelle ovulaire reste court et a toujours son sommet dirigé vers le bas et presque en contact avec le plancher de la cavité ovarienne. Mais la région commune au placenta et à la base organique du nucelle s'allonge beaucoup vers le haut, de façon à s'élever de la cavité ovarienne jusque dans le canal formé par le style qu'elle occupe presque entièrement. Par suite, si le sommet du sac embryonnaire coïncidait, comme dans les deux cas précédents, avec celui du nucelle, le tube pollinique devrait, pour arriver jusqu'à lui, accomplir un long trajet et descendre jusqu'à la base de la cavité ovarienne. Mais le sac embryonnaire, sortant du nucelle, va pour ainsi dire à sa rencontre; très étroit

en comparaison de celui du *Thesium* et de l'*Osyris*, il s'insinue entre la paroi de l'ovaire et la surface du nucelle et du placenta, pour remonter et venir s'arrêter à peu de distance du sommet de ce dernier.

L'appareil sexuel possède essentiellement, dans les trois genres, une structure semblable à celui des autres Angiospermes. Les antipodes, qui disparaissent de bonne heure dans le *Thesium*, moins rapidement dans l'*Osyris*, existent encore dans le *Santalum* au moment de la fécondation et occupent la partie postérieure du sac embryonnaire. Après la fécondation, l'œuf reste assez longtemps indivis; il accumule presque toujours une réserve amylacée avant de se segmenter.

Inséré latéralement sur la paroi du sac, l'embryon s'en sépare pendant la formation de l'albumen. Son orientation est normale dès l'origine dans l'*Osyris* et le *Santalum;* mais dans le *Thesium*, où le sommet organique du sac embryonnaire est tourné d'abord vers le bas, il faut qu'un changement de position se produise pour amener l'embryon à sa direction normale.

Enfin à la maturité, la graine est nue, au sens propre du mot; mais la couche externe des carpelles lui constitue un tégument scléreux, recouvert lui-même par le tissu du calice, qui forme une couche mince dans le *Thesium*, plus épaisse dans l'*Osyris* et le *Santalum*.

J'ai fait remarquer en commençant que les Santalacées sont supérieures aux Loranthacées par la structure de leurs organes reproducteurs femelles. En effet, à en juger par ce qu'on connaît de ce dernier groupe de plantes, la dégradation va si loin dans quelques-unes, qu'elle atteint aux dernières limites possibles chez les Phanérogames. De même qu'elle offre, chez les Santalacées, des degrés divers quand on passe d'un type à l'autre; de même aussi, chez les Loranthacées, elle varie d'un genre à l'autre, et, qui plus est, d'une espèce à l'autre.

D'après M. Treub, lorsque les carpelles, dans le *Loranthus sphærocarpus*, ont formé la cavité ovarienne, on voit s'élever au fond de celle-ci un mamelon sphérique semblable à celui qui

naît dans le *Thesium* avant que la cavité soit close. Mais, libre à l'origine sur toute sa surface, ce mamelon placentaire s'unit bientôt à la paroi ovarienne, au sommet et à la périphérie, excepté en trois ou quatre endroits qui correspondent aux nucelles ovulaires. Plus tard, la soudure se produit même entre celles-ci et la paroi, de sorte que tout l'ovaire devient solide. L'analogie avec les Santalacées n'existe donc que dans le jeune âge, puisque l'indépendance des nucelles à l'égard du tissu carpellaire finit par disparaître complètement. Comme dans les Santalacées, les nucelles ont leur sommet dirigé vers le bas; chacun d'eux produit, quelque temps après son union avec la paroi ovarienne, un seul sac embryonnaire. Dans chaque sac il naît un embryon; mais, dans la suite, un seul embryon continue son développement. Par conséquent, à part la soudure du placenta et des nucelles avec le tissu carpellaire, les phénomènes sont essentiellement les mêmes que chez les Santalacées. Et si j'ajoute que, dans le *Loranthus sphærocarpus*, chaque sac embryonnaire s'accroît hors du nucelle, d'une part en s'allongeant au sommet dans le parenchyme ovarien jusqu'à la base du style, d'autre part en poussant son extrémité inférieure dans le parenchyme sous-jacent, on verra que la seule différence qui existe, sous ce rapport, avec le *Santalum*, consiste en ce que le sac embryonnaire de cette dernière plante pousse son sommet entre le placenta libre et la paroi ovarienne, et sa base dans le tissu du placenta.

Dans le *Viscum album*, étudié par M. Van Tieghem, et dans le *V. articulatum*, observé par M. Treub, la réduction est poussée au dernier degré. Les feuilles carpellaires, au nombre de deux, se touchent dès le plus jeune âge par leurs faces internes, sans jamais laisser entre elles de cavité ovarienne; elles ne sont pas creusées en gouttière et réunies par leurs bords, mais soudées l'une à l'autre par le parenchyme de leurs faces supérieures planes. Cependant M. Treub a constaté que, dans le *V. articulatum*, il n'y a pas encore de soudure proprement dite dans les plus jeunes stades; on distingue une

ligne plus sombre au contact des carpelles. C'est à l'endroit où, sur la coupe longitudinale médiane, cette ligne se termine, que plusieurs cellules sous-épidermiques se différencient pour donner des sacs embryonnaires. Par conséquent, non seulement il n'y a plus de placenta, mais il n'y a même plus de nucelles ovulaires. Le seul caractère qui persiste consiste en ce que les sacs embryonnaires tirent leur origine, comme dans les ovules des autres Angiospermes, de cellules sous-épidermiques. On peut ajouter encore que, tandis qu'il y a, dans le *V. album*, une relation constante entre le nombre des carpelles et celui des sacs embryonnaires, dans le *V. articulatum* le nombre et la disposition des sacs ne dépendent plus du tout des feuilles carpellaires. L'infériorité organique est donc encore plus marquée dans cette dernière espèce; elle atteindrait même l'appareil sexuel, qui semble être réduit à deux cellules, dont l'une représente l'oosphère; mais peut-être la constitution de cet appareil n'est-elle pas encore suffisamment connue chez les Loranthacées.

Ce coup d'œil jeté par comparaison sur l'organisation des Loranthacées nous montre comment, à partir de la structure normale et en passant par les Santalacées, on arrive par une dégradation progressive à la confusion de l'élément sexuel avec l'élément végétatif, puisque, en définitive, le sac embryonnaire persiste seul et provient directement d'une cellule du parenchyme carpellaire non différencié. Les variations offertes par le sac embryonnaire dans sa conformation et son développement ont pour but d'assurer la fécondation par les moyens les plus simples et les plus directs : c'est là un des traits les plus intéressants de l'histoire de ces végétaux parasites, qui se passent d'une organisation qui semble nécessaire ailleurs, sans qu'on puisse pourtant saisir le lien qui paraît unir au parasitisme le manque de différenciation morphologique.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE 12.

Thesium divaricatum Rchb.

Fig. 1. Coupe longitudinale du manchon floral peu de temps avant l'apparition des sépales. Gr. 200.

Fig. 2. Différenciation successive des sépales *s* et des étamines *et*. Gr. 100.

Fig. 3. Le placenta *pl* commence à être recouvert par les carpelles. Gr. 60.

Fig. 4. Accroissement du placenta et des carpelles. Gr. 60.

Fig. 5. Cavité ovarienne formée; le placenta *pl* montre à droite une légère proéminence. Gr. 60.

Fig. 6. Coupe longitudinale d'une fleur après la différenciation de toutes ses parties. Torsion du placenta, qui offre seulement deux nucelles ovulaires sur la coupe. Indication des faisceaux de chaque partie florale. Gr. 30.

Fig. 7. Placenta isolé, plus grossi, avec ses trois nucelles *nu*. Gr. 100.

Fig. 8. Coupe longitudinale de la partie centrale de la fleur parvenue au stade indiqué dans la figure 4. Quelques cellules sous-épidermiques *cm* sont déjà plus grandes que les autres. Gr. 380.

Fig. 9. Coupe longitudinale du placenta plus âgé, avec une de ses proéminences latérales destinée à donner un nucelle. Gr. 380.

Fig. 10. Développement plus avancé du nucelle, offrant deux grandes cellules sous-épidermiques. Gr. 380.

Fig. 11. Nucelle à son volume définitif. Les deux grandes cellules sous-épidermiques *cm* se sont cloisonnées, l'une en deux, l'autre en trois cellules-filles. A droite, l'inférieure *se*, supérieure dans la figure, deviendra le sac embryonnaire. Il n'y a pas de calotte. Gr. 380.

Fig. 12. Division du noyau primaire du sac embryonnaire en deux noyaux-filles. Gr. 380.

Fig. 13. Le noyau supérieur s'est divisé à son tour; l'inférieur est encore indivis. Gr. 380.

Fig. 14. Les divisions sont achevées. Commencement de fusion des deux noyaux polaires. Gr. 380.

Fig. 15. Les deux synergides et l'oosphère sont pourvues d'une membrane cellulaire; le noyau secondaire du sac est formé. Gr. 380.

Fig. 16. Sac embryonnaire presque adulte. Oosphère reconnaissable à son insertion latérale et à son noyau; les antipodes ont disparu. Le cul-de-sac *cs* descend sous le placenta. Gr. 380.

PLANCHE 13.

Thesium divaricatum Rchb.

Fig. 17. Sac embryonnaire adulte à découvert sur un côté. Gr. 380.

Fig. 18. Un tube pollinique *tp* est parvenu auprès des synergides, dont l'une présente un aspect réfringent. Gr. 380.

Fig. 19. Formation de l'œuf. Sac embryonnaire divisé en deux parties par une cloison courbe. Dans la partie antérieure se trouvent l'œuf et deux cellules d'albumen; dans la postérieure, l'un des deux noyaux provenant de la division du noyau secondaire du sac. Gr. 380.

Fig. 20. Œuf encore indivis dans l'une des deux cellules d'albumen. Comme dans les précédentes figures, le sac est vu en entier. Gr. 380.

Fig. 21. L'œuf indivis *em* contient des leucites amylacés; l'albumen comprend quatre cellules; le cul-de-sac s'est allongé jusque dans la partie tordue du placenta. Gr. 380.

Fig. 22. Coupe longitudinale optique montrant l'embryon *em* entier, quadricellulaire, tournant son extrémité antérieure vers le bas de la figure. Albumen multicellulaire *alb*. Noyau de la partie postérieure du sac considérablement accru, avec nucléole fragmenté. Gr. 210.

Fig. 23. Coupe peu grossie, destinée à montrer la position de l'albumen *alb*, la longueur du cul-de-sac *cs* dans le placenta, la course des faisceaux des sépales et des carpelles, *fs* et *fc*, l'épaississement du parenchyme carpellaire *ov*. Gr. 20.

Fig. 24. Coupe longitudinale passant par l'albumen et l'embryon; au sommet, on voit la partie vide du sac avec son gros noyau. Le placenta *pl*, avec l'extrémité du cul-de-sac *cs*, est situé en arrière du plan qui passe par l'embryon. Gr. 210.

Fig. 25. Coupe longitudinale d'un jeune fruit en voie de développement. Embryon *em*; albumen *alb*; parenchyme carpellaire *ov*; couche carpellaire *ct* devenant scléreuse. Gr. 20.

Fig. 26. État plus avancé. On voit toujours le gros noyau *n* de la partie vide du sac. Gr. 20.

Fig. 27. Coupe longitudinale axile de l'embryon de la figure précédente. Gr. 380.

Fig. 28. Coupe longitudinale d'un embryon plus âgé, montrant l'origine de la coiffe *co*. Gr. 210.

Fig. 29. Coupe du fruit presque mûr. Embryon axile avec sa tigelle *t* renflée et ses deux cotylédons très petits. L'albumen a pris la place du parenchyme carpellaire; il est recouvert immédiatement par la couche sclérifiée *ct*, sauf vers le haut, où persiste encore le volumineux noyau de la partie vide du sac embryonnaire. Gr. 15.

Fig. 30. Coupe longitudinale de l'embryon d'un fruit presque mûr, destinée à

montrer les assises de la coiffe et la disposition des cellules au sommet radiculaire. Gr. 210.

PLANCHE 14.

Fig. 31-45, *Osyris alba* L. Fig. 46-49, *Santalum album*.

Fig. 31. Coupe longitudinale d'une fleur femelle, avec placenta très court portant trois jeunes nucelles ovalaires *nu*. Gr. 20.

Fig. 32. Placenta plus grossi, montrant deux nucelles au premier plan, le troisième en arrière. Gr. 50.

Fig. 33. Coupe longitudinale passant par un placenta et deux nucelles plus âgés. Gr. 50.

Fig. 34. Un des nucelles précédents, grossi pour montrer la cellule-mère primordiale du sac embryonnaire divisée en trois cellules-filles superposées et surmontées d'une calotte. Gr. 210.

Fig. 35. Destruction des cellules-filles superposées au sac, dont le noyau s'est divisé en deux. Gr. 210.

Fig. 36. Destruction du tissu nucellaire au sommet; division dans le sac embryonnaire. Gr. 210.

Fig. 37. Coupe longitudinale d'une fleur femelle au moment où l'appareil sexuel est presque adulte. Les faisceaux carpellaires *fc* s'anastomosent avec ceux des sépales *fs* et émettent ceux du placenta *fp*. Gr. 20.

Fig. 38. Nucelle et sac embryonnaire accolé au placenta et surmonté d'une sorte de calotte de substance réfringente jaunâtre. Formation des deux tétrades du sac. Gr. 210.

Fig. 39. État plus âgé; fusion des deux noyaux polaires vers le centre du sac. Gr. 210.

Fig. 40. Vue de deux nucelles avec leurs deux sacs embryonnaires dont la partie profonde ou cul-de-sac remonte dans le placenta pour y redescendre ensuite en un tube unique. Gr. 50.

Fig. 41. Sac embryonnaire fortement grossi, avec l'entrée du cul-de-sac. Les antipodes ont disparu; les synergides s'allongent au sommet en une pointe finement striée; l'oosphère est latérale avec un noyau plus gros. Le noyau secondaire du sac embryonnaire est près de l'entrée du cul-de-sac. Gr. 380.

Fig. 42. Coupe longitudinale offrant, à gauche, un nucelle resté stérile, à droite, un sac embryonnaire avec embryon *em* au sommet, et albumen *alb* dans la partie élargie. Gr. 50.

Fig. 43. Coupe longitudinale d'un jeune fruit. A droite du placenta est un nucelle avec son sac embryonnaire non fécondé; à gauche, un albumen détruisant le parenchyme carpellaire. Le cul-de-sac commun descend dans la direction des faisceaux placentaires. Gr. 10.

Fig. 44. Fruit plus âgé. La zone *ct* est destinée à se sclérifier pour former le tégument de la graine. Gr. 10.

Fig. 45. Coupe longitudinale axile de l'embryon *em* de la figure précédente. Gr. 380.

Fig. 46. Placenta du *Santalum album* avec ses trois nucelles ovulaires. Gr. 20.

Fig. 47. Coupe longitudinale de la fleur, montrant deux nucelles. Dans celui de gauche, le sac embryonnaire comprend : une partie interne avec cul-de-sac se recourbant pour redescendre vers la base du placenta, une partie située hors du nucelle et remontant à sa surface jusque près du sommet du placenta. Dans celui de droite, la partie interne du sac est seule visible, avec sa courbure à la sortie du nucelle. Gr. 25.

Fig. 48. Sommet du sac embryonnaire avec l'appareil sexuel. Gr. 380.

Fig. 49. Coupe longitudinale peu grossie, comprenant l'albumen *alb*, au sommet duquel est l'embryon *em*, le placenta *pl*, dans lequel se trouve le cul-de-sac vide *cs*. Gr. 20.

RECHERCHES SUR L'ANATOMIE COMPARÉE

DE LA

TIGE DES DICOTYLÉDONES

Par M. J. HÉRAIL.

INTRODUCTION.

De nombreux travaux, publiés depuis quelques années, ont fait connaître la structure typique de la tige chez les plantes Dicotylédones; les résultats obtenus à peu près simultanément par un grand nombre d'auteurs sont devenus classiques; nous n'avons pas à nous y arrêter; mais à côté des plantes qui répondent au schéma général, il en est, et un grand nombre, appartenant aux groupes naturels les plus divers, qui présentent avec le type des différences plus ou moins profondes.

On a publié sur ces tiges à structure particulière bien des travaux; beaucoup d'entre eux offrent un grand intérêt; presque tous pourtant ont pour objet quelques cas particuliers, souvent une seule plante. Bien des exemples intéressants ont été ignorés, qui auraient pu jeter de la lumière sur la question; mais ce qu'il faut regretter surtout, c'est que par la nature même de leurs travaux, la plupart des auteurs aient négligé tout essai de généralisation.

Il m'a semblé qu'il était temps de soumettre cette question à une étude d'ensemble; que sans se contenter d'observer la tige dans un état de complet développement, il fallait la considérer dès le moment de son apparition, en suivre les modifications successives jusqu'à la complète formation de tous les tissus. C'est par ce procédé seul qu'il est possible de songer à reconnaître si la tige n'échappe pas à cette étonnante unité de

plan que les recherches des quinze dernières années ont établie pour toutes les racines, pour toutes les feuilles, quelles que soient d'ailleurs leur complication apparente et leurs modifications superficielles.

Seule la tige échappe-t-elle à cette loi de l'unité de structure, et jusqu'à quel point le type normal se retrouve-t-il sous les variations sans nombre que nous allons essayer d'analyser en détail ?

Pour résoudre ce problème, il fallait non seulement suivre attentivement le développement des organes, mais observer encore la structure comparée de plantes voisines vivant dans des conditions différentes. Ce double point de vue avait été complètement négligé jusqu'ici; le relevé bibliographique nous en fournira la preuve.

Quel plan convenait-il d'adopter pour exposer les résultats de nos recherches ? Une première méthode, la plus simple, à coup sûr, consistait à passer successivement en revue toutes les familles naturelles suivant un ordre systématique. Ce procédé aurait l'avantage de mettre en relief l'impossibilité de tirer *actuellement* profit de l'anatomie comparée dans la disposition systématique des végétaux; mais il en résulterait des longueurs, des répétitions, et une monotonie qui rendrait le travail à peu près illisible. Nous avons cru plus sage d'adopter un autre plan : décrire les anomalies en suivant de l'extérieur à l'intérieur l'ordre dans lequel elles se présentent, en commençant par les cas les plus simples pour étudier ensuite les exemples présentant des anomalies complexes, résumer et synthétiser chaque ordre d'anomalies après en avoir étudié les détails, telle est la méthode que nous avons cru devoir suivre. Ainsi les particularités de l'écorce, du péricycle, des faisceaux libéro-ligneux et du tissu conjonctif feront l'objet d'autant de chapitres distincts. Il sera facile de rechercher ensuite si les familles étudiées sont unies par des liens quelconques au point de vue histologique, physiologique ou de la filiation systématique. Cette étude détaillée fera l'objet de la première partie de ce travail.

Dans la seconde, je chercherai à déterminer les causes de chaque anomalie, leur raison d'être physiologique et les rapports que présente chacune d'elles avec le mode de vie. Enfin j'examinerai jusqu'à quel point il est permis d'en faire l'application à la systématique.

HISTORIQUE.

Je ne m'occuperai ici que des mémoires ayant trait à l'ensemble de la question, me réservant de signaler en leur lieu les travaux particuliers à telle ou telle anomalie, à une famille, ou même à une seule espèce.

Mirbel, le premier (1), a signalé la présence d'anomalies dans la tige en relatant les observations qu'il avait faites sur un tronc âgé de *Calycanthus floridus;* il constate en effet que la tige de cette plante présente dans les angles quatre faisceaux vasculaires, formant à la surface autant de saillies. C'est en raison de sa date seule que je mentionne ici ce mémoire, sur lequel j'aurai à revenir plus tard.

Après Mirbel, Gaudichaud publie (2) dans les *Archives de Botanique* un article dans lequel il est question de plusieurs tiges anormales et notamment du *Calycanthus* et des Bignoniacées dont il essaye d'expliquer la structure si remarquable; il indique fort bien que le tissu remplissant les intervalles qui existent entre les quatre faisceaux ligneux est formé par du liber.

Le mémoire d'Unger (3) n'a pas la prétention de sonder la structure des tiges anormales, et s'il y est question des Pipéracées, des Chénopodées et des Nyctaginées, c'est uniquement

(1) Mirbel, *Note sur l'organisation d'un très vieux* Calycanthus floridus *du potager royal de Versailles* (*Ann. des sc. naturelles*, 1re série, t. XIV, 1828).

(2) Gaudichaud, *Observations sur quelques points de physiologie et d'anatomie comparée des végétaux, et spécialement sur l'accroissement des tiges*, adressées à M. de Mirbel (*Archives de Botanique*, t. II, 1833).

(3) Unger, *Ueber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonen-Stammes*. Saint-Pétersbourg, 1840.

parce que l'auteur leur attribue un mode d'accroissement spécial qu'il désigne par un mot particulier, mais sans prononcer le mot d'anomalie; le mémoire d'Unger a pourtant une grande importance et intéresse d'ailleurs quelques-unes des familles dont il sera question plus loin; nous y reviendrons à propos de chacune de celles dont il s'occupe. Après avoir décrit la structure générale de la tige des Dicotylédones et avoir exposé la théorie de son accroissement, l'auteur étudie les particularités que présentent certaines familles, dont je rappellerai seulement les trois que je viens de citer.

Peu de temps après, Gaudichaud (1) publie un second mémoire général sur l'anatomie de la tige des végétaux, et figure plusieurs tiges de lianes à structure vraiment anormale, telles que celles des Sapindacées, des Bignoniacées, des Malpighiacées, des Ménispermées et des *Bauhinia;* quant aux détails, ils sont limités à l'explication des figures, un peu étendue, il est vrai.

Endlicher et Unger (2) disent que le système vasculaire est toujours disposé en cercles concentriques autour du système central, mais que les faisceaux sont plus ou moins réunis et soudés l'un à l'autre; quand ces faisceaux périphériques se séparent, il y a dissémination, et par suite une importante modification dans la structure de la tige des Dicotylédones; cette disposition est particulièrement frappante chez les Pipéracées, les Nyctaginées, les Chénopodées et les Amarantacées.

En 1845, Link (3) rend compte de ses observations sur quelques lianes de l'Amérique du Sud; elles lui paraissent surtout remarquables parce qu'il y a plusieurs tiges en cercle autour d'une tige centrale, et que les périphériques sont réunies à celle du centre par une écorce propre à chacune

(1) Gaudichaud, *Recherches générales sur l'organographie, la physiologie et l'organogénie des végétaux*. Paris, 1841.
(2) Endlicher et Unger, *Grundzüge der Botanik*, p. 94, 1843.
(3) Link, *Flora*, 1845, p. 557.

d'elles; il n'y a pas de moelle dans les tiges extérieures, mais elle existe toujours dans la portion centrale. La forme extraordinaire de ces tiges se relie, suivant l'auteur, à celle que présente la tige du *Calycanthus floridus*, que Link étudie en détail, et sur laquelle je reviendrai plus loin.

Treviranus (1) s'occupe de plusieurs anomalies particulières aux Dicotylédones. Il traite d'abord du *Calycanthus*, étudié déjà par la plupart des auteurs qui l'ont précédé, mais détaille beaucoup plus que ses devanciers l'apparition des quatre faisceaux corticaux; il en suit la marche, non seulement dans des tiges âgées, mais aussi dans les tiges jeunes; cependant, comme ses prédécesseurs, il compare la structure de cette plante à celle des Sapindacées.

Quant à ces dernières, Treviranus indique qu'il en a observé plusieurs espèces appartenant aux genres *Paullinia* et *Serjania;* mais ses observations ont surtout porté sur des tiges âgées, épaisses d'un pouce, dit-il lui-même. Une tige de *Paullinia* présente trois côtés convexes et autant d'angles, dans chacun desquels se trouve, outre le bois central, un corps ligneux plus petit, de même forme et généralement de même structure. Dans le *Serjania triternata*, une tige moins âgée présente aussi trois côtes avec un corps ligneux dans chacun des angles; plus tard le nombre des angles y augmente, et en même temps celui des corps ligneux latéraux. L'auteur fait ensuite quelques réflexions sur les Malpighiacées en ajoutant peu de chose à ce qu'en avait dit avant lui A. L. de Jussieu dans sa monographie des plantes de cette famille. Il termine par quelques considérations de peu d'importance sur les Bignoniacées et les espèces du genre *Phytocrene*.

Le travail de Mettenius (2) a principalement pour objet les Bignoniées, mais traite incidemment de bien d'autres plantes. Après avoir exposé comment s'accroît la tige normale, il ex-

(1) Treviranus (L.-C.), *Ueber einige Arten anomalischer Holzbildung bei Dicotyledonen* (*Botan. Zeit.*, 1847, p. 377).

(2) Mettenius (G.), *Einige Beobachtungen über den Bau der Bignonien* (*Linnæa*, t. XIX, 1847, p. 567).

pose le résultat de ses recherches sur le *Bignonia Lindleyana;* il jette un jour nouveau sur la structure de ces plantes; nous y reviendrons ailleurs. L'auteur reproduit à la suite de ses propres observations celles d'A.-L. de Jussieu sur le *Bignonia capreolata;* il lui paraît que les Bignoniées forment le passage à ces plantes dicotylédones anormales, chez lesquelles, à un certain âge, les faisceaux vasculaires sont disposés en plusieurs cercles concentriques, comme dans le *Cocculus laurifolius*, ou dans certains *Gnetum;* après avoir parlé des *Casuarina*, étudiés déjà par Göppert, et du *Caulotretus heterophyllus* var., Mettenius ajoute quelques mots au sujet des corps ligneux périphériques du Calycanthe et des Sapindacées.

A. Henfrey (1), dans un article qui n'a rien d'original, résume les travaux publiés jusqu'à cette époque sur les tiges anormales; nous n'y pouvons noter qu'une seule observation personnelle, c'est la confirmation de la structure du *Calycanthus floridus* dans le *C. præcox*.

Deux mémoires successivement publiés par H. Crüger (2) en 1850 et 1851, se rapportent à la question qui nous occupe. Le premier travail de Crüger se divise en trois parties: dans la première, il est question des Bignoniacées, au sujet desquelles il ne signale rien de particulier. La deuxième partie traite des plantes grimpantes à tige rubanée ou à trois ou plusieurs côtes, mais sans division de la partie ligneuse. Le nombre des plantes de cette catégorie est considérable; elles appartiennent à des familles très diverses, La forme de la tige peut être en relation avec les feuilles: si les feuilles sont opposées, la tige est rubanée; si elles sont ternées, la tige est triquètre; si elles sont opposées en croix, la tige a quatre faces; la plus belle espèce rubanée est le *Rhynchosia phaseoloides;* la plus surpre-

(1) Henfrey (Arthur), *Reports on the progress of physiological Botany; Anormalous forms of Dicotyledonous stems* (*The Annals and Magazine of natural history*, 2e série, t. I, p. 124, 1848).

(2) Crüger (Hermann), *Einige Beiträge zur Kenntniss von sogenannten anomalen Holzbildungen der Dicotylenstammes* (*Botan. Zeit.*, 1850, p. 97, 121, 137, 161, 177. — 1851, p. 465 et 481).

55e ANNÉE. — VIIe SÉRIE. T. II. N°

ANNALES
DES
SCIENCES NATURELLES
SEPTIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME II. — Nos 4, 5 ET 6.

(ABONNEMENT AUX TOMES I ET II DE LA VIIe SÉRIE.)

PARIS
G. MASSON, ÉDITEUR
LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
Boulevard Saint-Germain et rue de l'Éperon
EN FACE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE
1885

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
cahier a été publié en janvier 1886.

BOTANIQUE. Septième Série.

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

Les tomes I et II sont en cours de publication.

Conditions de la publication des Annales des sciences naturelles.

ZOOLOGIE. Sixième série

Publiée sous la direction de MM. H. et Alph. Milne Edwards.

L'abonnement est également fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, publiés dans l'intervalle d'une année.

Pour la *Sixième Série*, le prix de l'abonnement à 2 volumes est de 25 francs pour Paris et 26 francs pour les départements.

La Série comprend 20 volumes. Les tomes XIX et XX sont en cours de publication.

A partir de la publication de la Septième Série, les prix seront les mêmes que pour la Botanique.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. Alphonse Milne Edwards.

L'abonnement est fait pour un volume d'environ 300 pages, publié en plusieurs fascicules dans le courant d'une année.

Prix du volume :

Paris : 15 fr. — Départements : 16 fr. — Union postale : 17 fr.

Le tome 18 est publié.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare.*)
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1873).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1874 à 1885).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.

nante et la plus irrégulière est le *Caulotretus heterophyllus* dont Crüger décrit la structure en détail. Certaines Polygalées, et notamment le *Securidaca volubilis*, auraient aussi une tige rubanée.

Le second mémoire de l'auteur est consacré aux plantes grimpantes, dont la tige se divise régulièrement en plusieurs parties distinctes. Il s'occupe d'abord des plantes chez lesquelles le bois est divisé par des coins d'écorce, de manière à rendre la tige anguleuse (*Cassia quinquangulata*); il traite ensuite des Sapindacées qu'il compare aux *Calycanthus*. Il termine par la liste des plantes grimpantes étudiées par lui; cette liste présente un grand intérêt, car, si l'auteur a trouvé des tiges grimpantes anormales, il a reconnu que beaucoup, peut-être le plus grand nombre d'entre elles, ne présentent pas la moindre anomalie.

Notons seulement en passant un travail de H. von Mohl (1) sur la composition du liber; l'auteur s'y occupe particulièrement des formations anormales libériennes des Bignoniées. Je ne dirai non plus que quelques mots d'un mémoire de Wigand (2); il y est surtout question de la racine, mais on y trouve aussi quelques renseignements sur la tige d'une liane de Bolivie, probablement une Malpighiacée.

L'important mémoire publié par Nægeli (3) sur l'accroissement de la tige et de la racine ne nous intéresse que très partiellement; voici, en peu de mots, ce qui rentre dans le cadre de notre sujet.

L'auteur classe les tiges des Dicotylédones en plusieurs groupes ; l'un d'eux comprend celles qui ont des cercles successifs de cambium dans l'écorce secondaire (*Phytolacca*);

(1) Von Mohl (H.), *Quelques remarques sur la composition du liber* (*Ann. des sc. naturelles, Botan.*, 4e série, t. V, p. 141, 1856. — Extrait du *Botan. Zeit.*, 1855, p. 873).

(2) Wigand (A.), *Einige Beispiele anormaler Bildung des Holzkörpers* (*Flora*, 2e série, t. XXVIII, p. 673, 1856).

(3) Nægeli, *Ueber das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefasspflanzen* (*Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik*, 1858).

celles qui ont de ces formations dans l'écorce primaire forment un autre groupe (*Cocculus*).

Hermann Schacht (1), dans son traité d'Anatomie et de Physiologie végétales, décrit la tige des *Bignonia*, des *Bauhinia*, *Cassia quinquangulata*, et surtout de l'*Heritiera;* cette plante est normale au début, mais elle s'épaissit ensuite des deux côtés pour former une tige rubanée. Il dit quelques mots de l'accroissement réellement anormal des faisceaux des *Cocculus*, *Mirabilis* et d'une Loranthacée (*Nuytia floribunda*); ailleurs, il consacre un chapitre à la tige des Dicotylédones et parle alors des tiges anormales, mais sans signaler aucun fait nouveau.

Hartig (2), de son côté, consacre aussi un chapitre aux tiges et aux formations ligneuses anormales; mais il arrive ici ce qui se produit toujours dans le cas des traités classiques; ils résument et synthétisent parfois les questions, mais sans fournir ordinairement d'éléments nouveaux pour la solution des problèmes qu'ils posent; c'est encore, ou à peu près, le cas du livre de Schleiden (3); il ne cite, comme ayant plusieurs cercles de faisceaux concentriques, que les *Piper*, les *Pisonia*, et quelques Crassulacées, notamment les *Crassula;* quant aux lianes, « elles ne présentent rien de spécial la première année; les années suivantes, la particularité qui les caractérise apparaît de plus en plus; elle consiste en ce que le bois n'est plus circulaire, mais se dispose en îlots plus ou moins irréguliers; ces tiges ont donc leur bois divisé. » Telles sont quelques Clématites, les Bignoniées, les Sapindacées, les Aristolochiées, Asclépiadées, Malpighiacées et les *Bauhinia*. Il cite encore l'anomalie particulière des *Phytocrene* déjà signalée par Treviranus et par Wallich.

(1) Schacht (H.), *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse*, t. I, p. 334; t. II, p. 49, 1859.

(2) Hartig (Th.), *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen* (*Botan. Zeit.*, 1859, p. 93 et 105).

(3) Schleiden, *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*, p. 371, 1861.

M. Netto (1), quelque temps après, présente les résultats de l'étude qu'il a faite d'un grand nombre de lianes des plus développées, en particulier, de Sapindacées. Il divise les lianes en trois classes. Son premier type est le *Serjania Dombeyana*, qui présente un faisceau libéro-ligneux uniforme dans chaque angle; au centre, un cylindre ligneux entoure la moelle; il y a donc des centres ligneux indépendants du bois central. C'est encore un *Serjania* qui fournit le meilleur exemple de la deuxième catégorie; il diffère des précédents en ce que les centres ligneux externes se forment après que la tige centrale est bien constituée, c'est-à-dire lorsque son cylindre ligneux est épaissi; l'auteur explique le développement des plantes de cette deuxième série, comme il l'avait fait pour celles de la première; il rapproche les dernières du *Cocculus laurifolius*. Le troisième groupe comprend les Ménispermées, Malpighiacées, Convolvulacées, un grand nombre de Légumineuses et quelques Sapindacées. C'est un *Acacia* sarmenteux que M. Netto choisit comme type; il y trouve au début une moelle quadrangulaire; plus tard, le liber situé en face des angles de la moelle et le cambium prennent en ces points leur plus grand développement.

M. Sanio (2) fit paraître, peu après le travail de M. Netto, un long mémoire sur la formation endogène des faisceaux. Il s'occupe surtout des Pipéracées, chez lesquels les faisceaux les plus jeunes se développent de la périphérie au centre; il en est de même des *Begonia*. Ainsi dans le *B. discolor*, il a observé que les faisceaux libéro-ligneux ont déjà leurs vaisseaux développés, tandis que vers la moelle les premières cellules libériennes, puis un peu plus tard les premiers vaisseaux ligneux apparaissent à peine; le développement est donc endogène chez les Pipéracées et chez les *Begonia;* il est au contraire exogène chez l'*Aralia racemosa*, le *Silaus pratensis*

(1) Netto (Ladislas), *Sur la structure anormale des tiges des Lianes* (*Ann. des sc. naturelles, Bot.*, 4e série, t. XX, 1863).

(2) Sanio, *Ueber endogene Gefässbündelbildung* (*Botan. Zeit.*, 1864, p. 193, 201, 209 et 221).

et les Cucurbitacées; M. Sanio crut d'abord pouvoir leur réunir le *Tecoma radicans*, mais il reconnut ensuite son erreur; il range encore parmi les anormales exogènes les Amarantacées et les Nyctaginées.

Dans un deuxième mémoire, M. Netto (1) étudie les tiges de certaines espèces de *Cissus* et de *Bauhinia*. Il fait remarquer que ceux-ci s'accroissent souvent en deux points diamétralement opposés, de sorte qu'au bout d'un certain temps leur tige présente deux grandes ailes qui sont toujours perpendiculaires à la ligne des deux séries des insertions des feuilles. Ce fait d'observation va à l'encontre de la théorie de Gaudichaud sur la structure de la tige.

M. Fritz Müller (2) fait observer que beaucoup de plantes grimpantes sont remarquables par la structure exceptionnelle de leur tige, mais il avoue avoir fait ses recherches sans microscope; il termine par quelques considérations sur les relations qui existent entre la structure et le mode de vie des espèces qu'il étudie; c'est un progrès notable, car jusqu'ici les auteurs se sont à peine occupés de ce point de vue. Ils étaient de leur époque; M. F. Müller inaugure une période nouvelle.

C'est en 1881 seulement que MM. Westermaier et Ambronn (3) ont réellement abordé ce côté de la question dans un remarquable mémoire dont l'analyse a ici sa place; la discussion de leur travail, appuyée de mes observations personnelles, tiendra en effet la première place dans la deuxième partie de cette étude.

Les auteurs, disciples de l'école de MM. Schwendener et d'Haberlandt, posent d'abord en principe qu'il y a des relations étroites entre la structure anatomique et les fonctions d'une cellule ou d'un système de cellules. Ils reconnaissent

(1) Netto (Ladislas), *Sur la structure anormale des tiges des Lianes* (*Ann. des sc. naturelles*, *Bot.*, 5e série, t. V, 1866).

(2) Müller (Fritz), *Ueber das Holz einiger um Desterro wachsenden Kletterpflanzen* (*Botan. Zeit.*, 1866, p. 57-65).

(3) Westermaier et Ambronn, *Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling-und Kletterpflanzen* (*Flora*, 1881).

que pour déterminer la nature et les conséquences de ces relations, il faut nécessairement recourir à l'anatomie comparée, la physiologie expérimentale ne pouvant être d'aucun secours pour la solution du problème; il y a des anomalies dans les plantes grimpantes plutôt que dans les autres, comme cela ressort des recherches antérieures; mais quelle explication doit-on donner de cette structure anatomique? C'est ce qu'essayent d'expliquer MM. Westermaier et Ambronn.

Le mode de vie particulier des plantes grimpantes entraîne des modifications de deux ordres dans la structure intime; elles portent : 1° sur le développement des tissus conducteurs; 2° sur l'organisation du tissu mécanique. En premier lieu, la circulation de l'eau dans les vaisseaux du bois, des substances protéiques dans les vaisseaux grillagés, des hydrates de carbone dans le parenchyme ligneux et les rayons médullaires, devant se faire sur un long parcours, il en résulte que ces trois systèmes doivent s'adapter à ce transport à longue distance. Les effets de la capillarité sont diminués dans les vaisseaux par l'agrandissement de leur diamètre; le mouvement de l'eau en avant en est rendu plus facile; il en résulte que les plantes grimpantes sont surtout caractérisées par la largeur exceptionnelle des vaisseaux. D'autre part, il faut distinguer entre les tiges jeunes et les tiges âgées des plantes grimpantes; quant au diamètre des vaisseaux, il est bien moindre dans les tiges jeunes, parce que les liquides n'ont pas besoin d'être conduits aussi loin que dans les tiges âgées; dès lors leur diamètre s'accroît de plus en plus de l'intérieur vers l'extérieur. Il faudrait pourtant excepter l'*Hereda Helix* et le *Hoya carnosa*, chez lesquels tous les vaisseaux sont relativement étroits. Le même raisonnement s'applique aux vaisseaux libériens et l'observation confirme ces considérations théoriques. Les auteurs insistent aussi sur la nécessité pour ces éléments conducteurs d'une protection qu'on trouve réalisée dans la plupart des cas. C'est ainsi que s'explique l'anomalie des Sapindacées, des Bignoniacées, de quelques Apocynées et des *Strychnos* ayant du liber dans le bois.

Dans les plantes grimpantes, les rayons médullaires et le parenchyme ligneux auraient aussi dans ces plantes une disposition particulière en rapport avec leur mode de vie.

Quant à la partie mécanique, elle doit être beaucoup plus développée ici que partout ailleurs; les plantes grimpantes sont en effet très longues, relativement à leur diamètre; elles ont à supporter des pressions latérales qui peuvent être considérables.

En résumé, les auteurs de cet important travail ont considéré avant tout les rapports entre le mode de vie et la structure histologique. Il n'est question des dispositions anatomiques que dans la mesure nécessaire à l'exposé de leur ingénieuse manière de voir sur la physiologie dynamique des lianes.

M. Haberlandt (1), de son côté et peu après, étudie les modifications du système conducteur exigées par certaines manières d'être des plantes; il s'appuie surtout sur les observations de ses prédécesseurs.

Enfin, je dois signaler en dernier lieu un travail tout récent, de M. Weiss (2), qui intéresse plusieurs familles anormales dont l'étude rentre dans notre cadre. Nous verrons ce que dit cet auteur au sujet de chacune d'elles; pourtant je puis dire, dès à présent, que dans toutes les familles qu'il a étudiées il considère comme des traces foliaires tous les faisceaux ou toutes les formations soit ligneuses, soit libériennes, que l'on trouve ailleurs qu'à leur place normale. Toutes ses observations ont pour but d'arriver à faire la preuve de cette idée, qui nous paraît demander à être confirmée.

Telle est, en somme, l'histoire de la question considérée dans son ensemble. Si nous essayons de la résumer, nous

(1) Haberlandt (G.), *Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe*, p. 653. — *Encyklopedie der Naturwissenschaften*, 1e Abtheilung, Leipzig, 1882.

(2) *Weiss* (J.-E.), *Das Markständige Gefassbündelsystem einiger Dikotyledonen in seiner Beziehung zu den Blattspuren* (*Botanische Centralblatt*, t. XV, p. 280, avec 1 pl.).

reconnaissons aussitôt qu'il faut y distinguer deux époques bien différentes. Pendant la première, on s'est occupé uniquement de la structure anatomique, en étudiant surtout les lianes, la plupart des auteurs considérant à fort peu de chose près les mêmes objets que leurs devanciers, et y ajoutant quelques exemples nouveaux; pendant cette période, il n'est aucunement question de rechercher les relations qui existent entre les effets et les causes; on ne cherche même que très rarement à sonder les secrets du développement en comparant quelques jeunes tiges aux organes âgés.

C'est tout récemment que MM. Westermaier et Ambronn ont inauguré une période nouvelle et considéré la question à un point de vue philosophique; mais encore n'ont-ils abordé qu'un point très limité; il ne suffit pas seulement, en effet, de savoir si la structure histologique de tel ou tel élément est modifiée par le port, il faut aussi déterminer si les anomalies de structure sont liées à cette manière d'être ou si elles en sont indépendantes.

Pour soumettre à la critique un pareil ensemble de travaux, il fallait, on le comprend, ne négliger aucun détail. Il fallait voir aussi bien ou mieux que nos devanciers et appliquer le principe admis par Lamarck, que « pour bien connaître les choses, il faut les voir venir ». On nous pardonnera des longueurs inévitables dans un travail où l'analyse attentive des faits tient la plus grande place. C'était, selon nous, le seul moyen de mettre la vérité en évidence. Nous nous sommes efforcé, d'ailleurs, de résumer chaque ordre de faits, dont on trouvera, à la suite de chaque paragraphe, un exposé très succinct.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE ANATOMIQUE DES TIGES ANORMALES

I. — Anomalies de l'écorce.

Les anomalies que l'on rencontre assez fréquemment dans cette région de la tige peuvent se ranger en deux séries. Un premier groupe comprend les anomalies résultant de la présence dans l'écorce primaire de faisceaux libéro-ligneux isolés; ce sont, le plus souvent, des faisceaux foliaires parcourant l'écorce avant de pénétrer dans le cylindre central. On peut placer dans un second groupe les plantes qui ont des faisceaux libéro-ligneux dans l'écorce secondaire. Ceux-ci sont toujours en très grand nombre et forment un ou plusieurs cercles concentriques autour du cylindre central primaire.

§ 1er. — Faisceaux libéro-ligneux isolés dans l'écorce primaire.

On rencontre ces faisceaux dans un certain nombre de familles où leur présence a été signalée depuis une époque plus ou moins reculée, et ce que j'ai à en dire n'a trait qu'à la manière dont on a interprété leur structure, leur parcours ou leur origine. Je m'occuperai seulement des familles au sujet desquelles mes observations ne concordent pas avec celles des auteurs qui s'en sont occupés antérieurement.

M. Weiss (1), qui considère que tous les faisceaux vasculaires corticaux des Dicotylédones sont des traces foliaires, a cru pouvoir les diviser en quatre groupes : 1° les faisceaux foliaires

(1) *Loc. cit.*

traversent l'écorce obliquement, mais ne tardent pas à pénétrer dans le cylindre central : il en est ainsi dans le *Begonia angularis* et dans presque toutes les Pomacées, comme l'a remarqué M. Gérard (1); 2° les faisceaux foliaires parcourent tout l'entre-nœud parallèlement à l'axe de la tige et pénètrent dans le cylindre central au nœud immédiatement inférieur (Mélastomacées); 3° les faisceaux corticaux parcourent l'écorce sans se mettre en relation avec le cylindre central (*Helodea canadensis*); 4° enfin, les faisceaux corticaux se terminent brusquement, en *cæcum* pour ainsi dire, au milieu même du parenchyme cortical (*Buxus sempervirens*).

Ces faisceaux libéro-ligneux peuvent être collatéraux ou concentriques, et il est à remarquer que dans ce dernier cas le bois se trouve toujours au centre et le liber à la périphérie. En outre, dans les faisceaux collatéraux eux-mêmes, on remarque aisément que le liber a une tendance à entourer le bois d'une façon plus ou moins complète.

Mes observations ont porté sur les Buxacées, les Légumineuses (Viciées) et les Mélastomacées.

Buxacées.—Dans les Buxacées et en particulier dans le *Buxus sempervirens* (fig. 1-3), la tige est tétragone et chacun des quatre angles se relève en une partie saillante qui forme autant de côtes d'un nœud à l'autre. Une coupe transversale, faite dans la partie moyenne d'un entre-nœud, montre que chacune de ces saillies est occupée par un faisceau libéro-ligneux (fig. 1, *f. cor.*). Chacun de ces faisceaux est formé par des cellules de liber mou et par quelques vaisseaux d'un très petit diamètre, accompagnés de fibres ligneuses (fig. 3, *f. cor.*). Extérieurement, le faisceau libéro-ligneux ainsi constitué est bordé et protégé par un faisceau de cellules fibreuses blanches, à parois très épaisses. On peut même observer souvent quelques-unes de ces fibres scléreuses à la partie interne, mais toujours en

(1) R. Gérard, *L'anatomie comparée végétale appliquée à la classification* (*Thèse d'agrégation*, Paris, 1884).

petit nombre (fig. 3, *f.*). Les choses étant ainsi, est-il vrai, comme le pense M. Weiss, que ces faisceaux corticaux se terminent brusquement au milieu même de l'écorce, sans présenter aucune relation avec le cylindre central? Je me suis efforcé de confirmer ses observations ; mes recherches n'ont pas abouti au même résultat.

En premier lieu, quel que soit le point de l'entre-nœud où l'on pratique la coupe, on observe toujours les quatre faisceaux déjà décrits ; leur présence est même évidente sur une coupe faite à la partie la plus inférieure de l'entre-nœud ; ils y ont seulement diminué de volume (fig. 2, *f. cor.*). Cette première observation permettrait de conclure qu'aucun des quatre faisceaux ne s'est terminé dans l'écorce. Mais une coupe longitudinale tangentielle permet de voir que chacun de ces faisceaux corticaux s'anastomose au nœud avec les faisceaux du cylindre central.

Légumineuses (*Tribu des Viciées*). — Les Légumineuses appartenant à la tribu des Viciées présentent dans le parenchyme cortical de leur tige un certain nombre de faisceaux, les uns libéro-ligneux, les autres constitués simplement par des fibres ou par du sclérenchyme (*f. cor.*, *f. pr.*, fig. 4-7). Dans la plupart des espèces, on compte 4 faisceaux, 2 libéro-ligneux et 2 fibreux. Les premiers furent déjà signalés dans le *Faba equina*, par Lestiboudois (1), et leur course fut étudiée plus tard par Nægeli (2) dans plusieurs espèces du genre *Lathyrus*. En 1876, Mlle S. Goldsmith (3) étudia, dans le *Vicia sativa*, la course de tous les faisceaux corticaux, aussi bien des faisceaux libéro-ligneux que des autres faisceaux qu'elle qualifia de libériens. Tout récemment, M. Van Tieghem (4) a publié une note dans laquelle il est seulement

(1) Lestiboudois, 1848.

(2) *Loc. cit.*, p. 85-88.

(3) S. Goldsmith, *Beiträge zür Entwickelungsgeschichte des Fibrovasalmassen im Stengel und in der Hauptwurzel. der Dicotyledonen*. Zurich, 1876.

(4) Van Tieghem, *Sur les faisceaux libéro-ligneux corticaux des Viciées* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXI, p. 133, 1884).

question des faisceaux libéro-ligneux; les faisceaux fibreux sont laissés de côté.

Je me suis donc attaché plus particulièrement à l'étude de ces faisceaux, pour essayer d'en découvrir la vraie nature.

Les phénomènes apparaissent sous leur forme la plus simple dans la jeune tige du *Pisum sativum* que je prendrai pour type : le cylindre central en coupe transversale y a la forme d'une ellipse, et la portion libéro-ligneuse est formée par six faisceaux disposés d'une façon toute particulière (*fr.*, *ff.*, fig. 4). Deux de ces faisceaux relativement volumineux sont toujours situés suivant le grand axe de l'ellipse; les quatre autres, plus petits que les précédents, sont disposés deux par deux de chaque côté du petit axe. Chacun de ces faisceaux est bordé extérieurement par un arc de péricycle épaissi. Dans l'écorce, se trouvent deux faisceaux fibreux toujours opposés au grand axe de l'ellipse, et deux faisceaux libéro-ligneux opposés au petit axe (fig. 4). Voyons maintenant ce qui se passe au nœud, et comment se comportent tous ces éléments par rapport aux faisceaux foliaires : au surplus, nous trouverons ici l'origine et la nature des faisceaux fibreux. Au nœud, chacun des faisceaux libéro-ligneux envoie une branche dans le pétiole; en même temps, le faisceau du grand axe du cylindre central situé du côté de la feuille, passe en entier dans cette dernière, avec le faisceau fibreux correspondant (fig. 5). Après cette disparition, un peu au-dessus du nœud, le cylindre central est ouvert, ne renferme plus que cinq faisceaux, quatre petits et un grand; en même temps, l'écorce ne possède plus qu'un seul faisceau fibreux (fig. 6). Mais en progressant vers la partie supérieure, on voit peu à peu le cylindre central se fermer de la manière suivante : les deux petits faisceaux libéro-ligneux, situés de chaque côté de l'ouverture, subissent un mouvement de translation et se rapprochent du grand axe de l'ellipse, tout en tournant toujours leurs trachées vers le centre de la tige (fig. 8). Ces deux faisceaux arrivent ainsi en contact et se fusionnent en un seul

qui occupe précisément la position du faisceau passé dans la feuille et le remplace.

Par suite de ces modifications, on n'a plus que quatre faisceaux libéro-ligneux au cylindre central, régulièrement disposés : deux sur le grand axe, deux sur le petit (fig. 7).

Voyons maintenant comment se reforme le faisceau fibreux cortical que nous avons vu pénétrer dans le pétiole. En même temps que s'opère la fusion des deux petits faisceaux, on voit le péricycle fibreux qui se trouve à la partie externe de chacun d'eux se segmenter en deux fragments, suivant un plan tangentiel ; la partie interne reste appliquée contre le faisceau, tandis que la partie externe s'éloigne peu à peu du centre de la tige (*f. pr.*, fig. 8). Par suite, lorsque les deux extrémités de l'endoderme interrompu par la sortie du faisceau du cylindre central se rejoignent, la jonction s'opère en dedans de la partie externe du péricycle qui se trouve ainsi détachée du cylindre central. On voit, en faisant des coupes à des niveaux successivement plus élevés, que ce nouveau faisceau fibreux progresse peu à peu vers la périphérie, au sein même du parenchyme cortical, jusqu'au moment où il a atteint sa position normale (*f. pr.*, fig. 7).

Revenons au cylindre central ; il ne renferme plus, nous le savons, que quatre faisceaux ; or comment va-t-il se reconstituer définitivement ? En progressant toujours vers la partie supérieure de l'entre-nœud, on voit chacun des deux faisceaux opposés au petit axe (*fr.*, fig. 7) augmenter d'abord de volume, puis se segmenter en deux, suivant un plan radial. On a, dès lors, la structure que j'ai primitivement indiquée. Au nœud suivant, les mêmes phénomènes vont se reproduire, mais du côté opposé, puisque les feuilles sont alternes. Le grand faisceau va passer dans la feuille et sera remplacé par deux des faisceaux du petit axe. Tout ce qui précède nous permet de voir que des six faisceaux du cylindre central, les deux faisceaux du grand axe sont des faisceaux foliaires, les quatre faisceaux du petit axe sont des faisceaux réparateurs. Quant aux faisceaux fibreux, ce ne sont pas, comme on l'avait cru,

des faisceaux libériens; ce sont des faisceaux de péricycle qui se détachent du cylindre central au moment où a lieu la fusion des faisceaux réparateurs.

Ceci étant bien connu, il est permis de se demander à quel moment apparaissent les faisceaux corticaux, et s'ils apparaissent simultanément. L'étude de la tige de l'*Ervum Lens* nous fournira la réponse à ces deux questions. Tout d'abord, dans l'entre-nœud hypocotylé, il n'y a de faisceaux corticaux d'aucune sorte. C'est là, du reste, un caractère général à toutes les espèces de la tribu qui nous occupe. Mais, au premier nœud, après avoir envoyé un faisceau dans chacun des cotylédons, le cylindre central émet des bords de chaque ouverture un faisceau libéro-ligneux, qui s'élève verticalement dans l'écorce. D'après M. Van Tieghem (1), deux faisceaux fort inégaux partent des bords de chaque ouverture ; de ces quatre faisceaux, les deux plus petits se terminent vers le milieu de l'entre-nœud, les plus grands seuls persistant. Mais dans l'*Ervum Lens*, les deux petits faisceaux avortent tout à fait, de sorte qu'on voit seulement apparaître deux faisceaux corticaux. L'anomalie, caractérisée par la présence de faisceaux libéro-ligneux, s'établit donc dès le second entre-nœud. Mais on n'a pas encore de faisceaux de péricycle. C'est seulement vers le milieu du deuxième entre-nœud que l'on voit se détacher du cylindre central un premier faisceau de péricycle. Au nœud suivant, le cylindre central s'ouvre du côté opposé à celui qui est occupé par le faisceau fibreux unique, et en se refermant il donne naissance au deuxième faisceau du péricycle par le mode que j'ai décrit en détail.

L'anomalie complète ne s'établit donc dans l'*Ervum Lens* qu'au troisième entre-nœud ; il en est de même dans les *Pisum sativum, Vicia sativa, V. sepium, Faba vulgaris* et très probablement dans la plupart des espèces de la tribu, où les choses se passent aussi simplement que dans le *Pisum sativum* et l'*Ervum Lens*. Cependant certaines espèces, notam-

(1) *Loc. cit.*, p. 134.

ment celles du genre *Lathyrus*, présentent des complications qui peuvent, jusqu'à un certain point, embrouiller les phénomènes que je viens de décrire.

Dans le *Lathyrus latifolius*, par exemple, la partie inférieure de l'axe épicotylé présente deux faisceaux libéro-ligneux placés dans une situation normale. Un peu plus haut, on voit se détacher du cylindre central deux faisceaux de péricycle, qui se placent immédiatement dans le parenchyme cortical. Ici, ces faisceaux se forment donc dans l'entre-nœud lui-même. Il y a encore à ce niveau trois faisceaux libéro-ligneux, un des deux ayant subi un dédoublement. A la naissance de la première feuille, l'autre faisceau libéro-ligneux se dédouble; le parenchyme cortical renferme donc six faisceaux de nature diverse.

Dans le *Lathyrus odoratus*, le dédoublement de ces faisceaux a lieu de très bonne heure; on en observe, en effet, quatre dès le premier entre-nœud épicotylé. En même temps apparaît un premier faisceau de péricycle cortical que l'on voit très nettement ici s'échapper du cylindre central; mais il s'en détache plusieurs dans le parcours de ce même entre-nœud, de sorte que l'on en observe quatre avant d'arriver au nœud suivant.

Il est à remarquer que dans les tiges un peu plus âgées, présentant déjà un certain nombre d'entre-nœuds, l'anomalie se régularise et reprend la simplicité qu'elle avait manifestée dans le *Pisum sativum*.

A côté de ces complications, il y a des exemples où le phénomène de l'anomalie présente une simplicité des plus grandes. Ainsi, dans l'*Orobus niger* on observe bien deux faisceaux de péricycle. Mais, en face de ces derniers, l'écorce est réduite à deux assises de cellules, de sorte que la place est tout à fait insuffisante pour les contenir. Il en résulte que les faisceaux de péricycle sont encore à l'intérieur de l'endoderme, en face du liber des faisceaux, dont ils sont d'ailleurs séparés par quelques cellules qui n'ont absolument rien de libérien, et qui ne sont autre chose que des cellules de péricycle non épaissi. On voit par là que les faisceaux péricycliques fibreux n'attendent que le moment où l'écorce sera plus développée

pour rompre l'endoderme et venir se placer dans le parenchyme cortical. C'est ce que l'on observe très nettement en prenant une tige un peu plus âgée, où le parenchyme cortical a pris plus de développement; les faisceaux sont alors en dehors de l'endoderme et sont devenus réellement corticaux. Je tenais à insister sur ce cas particulier, parce qu'il montre de la façon la plus évidente l'origine et la nature des faisceaux fibreux.

En terminant ce qui a trait à l'anomalie présentée par la tribu des Viciées, je dois dire que le *Cicer arietinum*, dont la position systématique laisse encore quelque doute, est complètement dépourvu de faisceaux corticaux; sa structure est normale.

Mélastomacées.—Plusieurs auteurs, notamment MM. Crüger, Sanio, Vöchting, Petersen, Westermaier, Weiss, se sont occupés des anomalies que présente la famille des Mélastomacées. Il y est pourtant fort peu question des faisceaux corticaux; la préoccupation des auteurs a été surtout d'étudier les faisceaux médullaires qui présentent des caractères très particuliers.

Toutes les Mélastomacées ont des faisceaux dans la moelle, mais l'écorce d'un grand nombre d'entre elles est normale. On observe des faisceaux corticaux principalement dans certaines espèces des genres *Centradenia*, *Lasiandra*, *Heterocentron*, *Osbeckia*.

Dans le *Melastoma rosea* (fig. 14), la tige est cylindrique; l'écorce, très réduite, est formée de trois à quatre rangées de cellules; par contre la moelle présente un développement très considérable par rapport aux autres éléments. Les faisceaux corticaux sont au nombre de quatre, opposés en croix : ce sont des faisceaux concentriques avec trachées au centre et liber mou avec vaisseaux grillagés à la périphérie (*f. cor.*, fig. 14); entre le bois et le liber on remarque certaines cellules en voie de division, constituant un véritable cambium circulaire, qui permet au faisceau de s'accroître et de présenter des formations secondaires. Chacun de ces faisceaux est enveloppé d'un endoderme particulier, constitué par une couche

de cellules présentant très nettement les épaississements caractéristiques de cette région.

L'écorce est terminée par une assise de cellules qui n'est autre chose que l'endoderme (*ed.*, fig. 14). Celui-ci se conserve dans toutes les espèces que j'ai observées avec ses caractères primitifs qui persistent malgré le développement de la tige. Cette particularité est due à ce fait que les cellules de l'endoderme se divisent par des cloisons radiales de manière à suivre le développement de la tige. Par suite, l'accroissement de cette dernière ne parvient pas à le fragmenter et à le faire disparaître à peu près complètement comme cela a lieu dans bien des cas.

Le péricycle (*pr.*, fig. 14) est formé par une seule couche de cellules alternant régulièrement avec celles de la couche endodermique. On observe à une époque plus ou moins tardive du développement que chacune de ces cellules se divise par des cloisons tangentielles. Il se forme là, dans cette région profonde de la tige, un véritable cambium subéreux donnant naissance à une zone de suber qui ne tarde pas à amener la destruction et l'exfoliation de tous les tissus situés à l'extérieur, c'est-à-dire de l'endoderme et de l'écorce avec les faisceaux qu'elle contient.

La structure anatomique de la tige du *Centradenia grandiflora* (fig. 10-13) diffère un peu de la description que je viens de donner. Une tige jeune de cette espèce présente à l'extérieur quatre angles assez saillants qui ont une tendance à former autant de côtes. Un examen approfondi montre que le tissu qui remplit chacune de ces saillies est occupé par un faisceau libéro-ligneux concentrique : bois au centre, liber à la périphérie avec cambium intermédiaire. Mais à un état de développement plus avancé, les côtes deviennent de véritables ailes occupant les quatre angles de la tige, et on s'aperçoit que le nombre des faisceaux corticaux a en même temps augmenté. On peut alors trouver trois et même quatre faisceaux à l'intérieur de ces ailes (*f. cor.*, fig. 10). Les faisceaux les plus intérieurs sont les plus développés. Au fur et à mesure qu'on

s'éloigne de la partie centrale, ils diminuent de volume et leurs éléments composants se réduisent (*f. cor.*, fig. 11). Le faisceau terminal, celui qui se trouve à l'extrémité même de la partie saillante, n'est plus formé que d'un vaisseau spiralé central entouré de quelques éléments libériens. Les faisceaux les plus internes, possédant un cambium, sont susceptibles de s'accroître dans une certaine mesure. Il se produit en effet, en dedans du liber, une zone de bois secondaire composé de fibres ligneuses avec quelques rares vaisseaux ponctués (b^2, fig. 13); cette zone entoure le bois primaire qui occupe toujours le centre même du faisceau (b^1, fig. 13).

En même temps que ces phénomènes se produisent, les cellules du péricycle se divisent par des cloisons tangentielles, et il se forme rapidement un cambium subéreux et une zone relativement épaisse de suber (*l*, fig. 13), qui ne tarde pas à amener la destruction des tissus situés en dehors d'elle. Les faisceaux corticaux subiront par ce fait le même sort que l'écorce; ils ne tarderont pas à se détacher de la tige et à disparaître.

Par suite, dans le cas qui nous occupe, comme dans le cas précédent, il y a tout lieu de croire que les faisceaux corticaux ne sont pas des traces foliaires, leur disparition devant fatalement entraîner la perte des feuilles d'où ils proviennent. De plus la présence d'un cambium amenant la production d'une certaine quantité de bois secondaire, semble aussi plaider contre la qualité de traces foliaires qu'on a cru devoir leur donner. On sait en effet que les faisceaux libéro-ligneux sont généralement fermés dans les feuilles, et les diverses coupes faites sur des pétioles ne m'ont jamais permis d'observer la présence d'un cambium. Tout porte donc à croire que ce sont là de véritables faisceaux indépendants, sans relation aucune avec les faisceaux foliaires.

Jusqu'ici on voit qu'il y a seulement quatre faisceaux ou quatre groupes de faisceaux dans l'écorce : dans le *Centradenia floribunda*, le nombre paraît en être plus grand. On observe pourtant qu'il y a quatre gros faisceaux et que certains d'en-

tre eux sont accompagnés de faisceaux plus petits. Mais en faisant des coupes à des niveaux différents, on voit que les petits faisceaux ne tardent pas à se fusionner avec les faisceaux plus volumineux, à côté desquels ils cheminent, de sorte qu'il n'y a en réalité ici aussi que quatre faisceaux dans le parenchyme cortical. Les divers échantillons que j'ai pu examiner ne m'ont pas permis de constater la formation d'un liège dans la région du péricycle.

Le *Centradenia rosea* a aussi quatre faisceaux corticaux; sa structure ne présente rien de particulier.

RÉSUMÉ.

On trouve dans l'écorce primaire des Buxacées des faisceaux libéro-ligneux isolés, qui s'anastomosent aux nœuds avec ceux du cylindre central.

Les Légumineuses de la tribu des Viciées présentent aussi dans cette région des faisceaux libéro-ligneux destinés aux feuilles ou réparateurs, et des faisceaux fibreux.

L'écorce primaire de quelques Mélastomacées renferme des faisceaux libéro-ligneux, mais qui paraissent sans relations avec les feuilles; nous verrons plus loin que toutes les plantes de cette famille ont en outre des faisceaux médullaires.

§ 2. — Faisceaux libéro-ligneux en cercle dans l'écorce secondaire.

Ménispermées. — La structure des tiges Ménispermées a été souvent décrite à cause des anomalies qu'elle présente. Ce sont des tiges pour la plupart volubiles; mais il est à remarquer que les anomalies que l'on y observe ne sont nullement en rapport avec la qualité de Lianes. Chez le *Cocculus laurifolius*, qui n'est pas volubile, la tige présente, nous le verrons, une anomalie des plus remarquables. Quoi qu'il en soit, les variations de détail d'un genre à l'autre n'altéreraient pas le type primitif général d'organisation des tiges des Ménispermées.

Decaisne (1) constata qu'un jeune rameau de *Menispermum canadense* présente l'organisation normale des plantes dicotylédones; mais cette organisation se modifie dès la seconde année. Un rameau de deux ans ne présente pas de couche nouvelle, mais bien un allongement de chaque faisceau vasculaire, qui forme un ovale plus allongé. Ce mode d'accroissement se continue sans qu'aucun des faisceaux vasculaires se dédouble et par conséquent sans que leur nombre en soit augmenté.

Dans le *Cocculus laurifolius* l'organisation est semblable pendant plusieurs années. Les faisceaux vasculaires primitivement assez étroits ne s'élargissent pas; ce sont les rayons médullaires seuls qui prennent une plus grande extension en largeur. Quand la tige vieillit, on voit apparaître dans le parenchyme cortical d'autres faisceaux vasculaires, semblables par leur forme à ceux d'une branche de première année, mais situés en dehors et entre ces faisceaux primitifs. Ils ne renferment ni vaisseaux spéciaux, ni liber (?) externe. Au bout d'un certain temps ces faisceaux cessent de s'accroître et des faisceaux de troisième formation s'interposent à l'extérieur et entre ceux de deuxième formation. L'accroissement peut alors être inégal, parce que les derniers cercles peuvent à un moment donné ne plus se produire sur toute la circonférence. De là, les formes bizarres des coupes transversales des tiges dans certaines espèces, figurées par Decaisne (2), Gaudichaud (3), et Richard (4).

M. Trécul (5) explique l'origine de ces formations en disant que ce sont les cellules placées à une certaine profondeur dans la couche utriculaire la plus jeune de l'écorce qui se sont dilatées, puis divisées par des cloisons pour former un méristème.

(1) Decaisne, *Mémoire sur la famille des Lardizabalées* (*Archives du Muséum*, p. 154, Paris, 1837).
(2) *Loc. cit.*, t. X, f. 17.
(3) *Loc. cit.*, t. XVIII, f. 13.
(4) Richard, *Eléments de Botanique*. Ed. 7, p. 154, f. 86.
(5) Trécul, *Ann. Sc. nat.*, série 3, t. XIX, p. 265.

M. Radlkofer (1) confirme les observations de Decaisne, mais il nous éclaire sur le mode de formation du nouveau cambium. Ce sont les cellules les plus internes de l'écorce primaire, cellules dépourvues de chlorophylle, mais gorgées d'amidon, qui forment le nouveau cambium par suite de divisions qui s'y produisent, d'après l'auteur, suivant un processus particulier.

M. Nægeli (2) présente les Ménispermées comme type des Dicotylédones ayant des zones successives et limitées de cambium dans le prosenchyme. Au bout de trois ou quatre ans, l'endoderme devient générateur et passe à l'état de méristème. Il se forme une écorce secondaire par voie centripète; cette écorce secondaire se sclérifie, mais la sclérose ne se fait pas uniformément. Un certain nombre d'assises de ces cellules restent minces et conservent leur protoplasma. Une seule de ces rangées devient génératrice et produit un méristème tertiaire presque exclusivement centrifuge, qui se différencie par places en donnant un cercle régulier de faisceaux libéro-ligneux, tandis que les intervalles donnent des rayons de parenchyme scléreux. Après un certain temps cet arc générateur cesse d'agir; alors la couche la plus interne de la zone non sclérifiée forme un nouveau méristème centrifuge, et ainsi de suite, jusqu'à épuisement des assises de la zone non sclérifiée. Il y a donc autant de cercles libéro-ligneux anormaux qu'il y avait primitivement d'assises de cellules dans la zone parenchymateuse.

Bien d'autres auteurs, Lindley (3), Griffith (4), H. Mohl (5), Schacht (6), etc., ont parlé de la structure des plantes de ce groupe, mais sans rien ajouter aux opinions des observateurs

(1) Radlkofer, *Sur l'accroissement anormal de la tige dans les Ménispermées* (*Flora*, 1858, et *Ann. Sc. nat.*, *Bot.* 4e série, t. X, p. 164).

(2) *Loc. cit.*, p. 16.

(3) Lindley, *Introd. to Bot.*, p. 100, fig. 41.

(4) Griffith, *Notul.*, IV, 305-319.

(5) H. Mohl, *Ueber den Bau d. Rank. Schlingpflanzen*, 1827.

(6) Schacht, *Lehrbuch*, II, 57.

dont je viens de résumer les travaux et auxquels j'ai cru devoir me limiter.

Mes observations ont porté sur divers genres et espèces du groupe : *Cocculus laurifolius*, *C. carolinus*, *Menispermum canadense*, *Cissampelos Pareira*, *C. hexandra*, *Anamirta Cocculus* *Parabœna* sp.

Examinons d'abord le *Cocculus laurifolius*, et voyons quelle en est la structure normale. Une tige de un an au moins présente une écorce formée de parenchyme vert et terminée par un endoderme à petites cellules gorgées d'amidon. Le péricycle forme, au début du développement, une couche circulaire continue, beaucoup plus épaisse en face des faisceaux que dans la portion située vis-à-vis des rayons médullaires. Il se différencie en deux portions bien distinctes : une partie interne dans laquelle il reste parenchymateux, et une portion externe fortement sclérifiée. Plus tard, par suite du développement même des faisceaux, la partie scléreuse est fragmentée et ne forme plus qu'une série circulaire d'arcs fibreux disposés en face de chacun des faisceaux du cylindre central. Il est fort probable que la partie parenchymateuse subit le même sort, et que dans les tiges âgées, l'écorce communique directement avec la moelle au moyen des larges rayons médullaires intermédiaires aux faisceaux. Pendant les premières années, la zone génératrice donne du liber et du bois à l'intérieur des faisceaux, tandis qu'elle ne produit que du parenchyme dans la portion interfasciculaire.

De la sorte, ces faisceaux demeurent indéfiniment séparés; c'est là un fait assez rare chez les Dicotylédones (Berbéridées, beaucoup de Renonculacées), mais qui n'a rien d'anormal, comme le pensaient les anciens auteurs. On sait aujourd'hui que la structure des tiges des Ménispermées et autres semblables constitue un type normal idéal de la tige des plantes dicotylédones.

Au bout de trois ou quatre ans, se produit l'anomalie dont nous avons déjà dit un mot. Pour la plupart des auteurs, il se produirait un méristème aux dépens de l'endoderme; ce mé-

ristème se différencierait en écorce secondaire, dans laquelle naîtrait un cambium engendrant les faisceaux corticaux. Les choses m'ont paru se passer tout autrement, car le méristème ne se forme pas en même temps sur tout le pourtour de la tige, mais en des points souvent assez éloignés l'un de l'autre; et de plus, ces portions de méristème se différencient immédiatement en faisceaux libéro-ligneux et en rayons médullaires. J'ai donc tout lieu de croire qu'il n'y a pas formation d'écorce secondaire, et que les faisceaux anormaux sont produits directement par un méristème prenant naissance dans l'écorce primaire.

Quoi qu'il en soit, voyons comment se produit le cambium qui doit donner naissance aux faisceaux libéro-ligneux de deuxième formation. On remarque que certains faisceaux libéro-ligneux continuent à croître, tandis que d'autres s'arrêtent dans leur développement; le cambium situé entre le bois et le liber des premiers faisceaux se trouve, par suite de ce développement, porté au-dessus de l'arc de péricycle de l'un ou des deux faisceaux voisins. A ce moment, le tissu cortical situé sur les côtés mêmes de ce cambium, se divise par des cloisons tangentielles; des îlots isolés et plus ou moins volumineux de méristème commencent à se former ainsi. En même temps, dans chacun de ces amas de tissu générateur, on observe un commencement de formation de faisceau libéro-ligneux.

Les diverses portions de cambium, ainsi constituées en divers points de la tige, ne tardent pas à se fusionner pour former une couche génératrice circulaire complète qui produit un second cercle de faisceaux libéro-ligneux. Ceux-ci sont comme les faisceaux de première formation, composés de bois et de liber mou à l'extérieur. L'arc fibreux du péricycle faisant ici défaut, les anciens botanistes, qui caractérisaient le liber par la présence de fibres, avaient cru pouvoir dire que le liber n'existait pas dans cette formation. C'est une erreur. Par suite même de l'apparition successive du méristème en des points différents et de sa marche progressive de proche en proche, il est facile de comprendre qu'au début les faisceaux

ne doivent pas avoir tous la même dimension; dans la suite, pourtant, les faisceaux les derniers formés prennent à peu près le volume de leurs voisins, de sorte que, finalement, ils peuvent être plus ou moins égaux.

Je ferai pourtant observer que des inégalités assez grandes se manifestent parfois dans ce second cercle; elles sont encore plus accentuées dans le troisième cercle. Il peut arriver que ces faisceaux restent isolés, que l'intervalle soit alors occupé par ceux du deuxième cercle qui continuent à se développer. C'est ce que l'on voit très bien dans la tige du *Cissampelos Pareira*.

Il était important d'étudier les plantes volubiles que présente cette famille, comme les *Cocculus carolinus*, *Menispermum canadense*, *Anamirta Cocculus*, *Cissampelos hexandra*, *C. Pareira*. Cette dernière espèce présente des formations libéro-ligneuses concentriques dans l'écorce; mais je n'ai pu constater si le mode de formation était identique à celui que j'ai décrit dans *Cocculus laurifolius*.

Quant aux autres espèces, leur tige possède à peu de chose près la structure de celle du *C. laurifolius* pendant les deux premières années : faisceaux libéro-ligneux constamment séparés par de larges rayons médullaires, avec péricycle disposé en un cercle complet, à développement exagéré en face des faisceaux libéro-ligneux, mais pouvant se fragmenter de manière à constituer un certain nombre d'arcs fibreux qui se disposent au bord externe de chaque faisceau. Dans le *Menispermum canadense*, le tissu conjonctif situé à la périphérie de la moelle s'épaissit et forme une gaine sclérenchymateuse et continue qui sépare le bois primaire de la moelle parenchymateuse. On voit donc que dans cette famille des Ménispermées, à part quelques différences de détail, la structure est bien homogène et si particulière et caractéristique, qu'il suffit d'examiner une coupe de la tige d'une quelconque des plantes de ce groupe pour lui assigner immédiatement sa place. Avant de terminer ce qui a trait à cette famille, je ferai observer que la plupart de celles qui ont le caractère de lianes, ne présentent pas la moindre anomalie, mais réalisent, au contraire, autant

qu'il est possible, le type normal des tiges des Dicotylédones. Le *Cocculus laurifolius*, qui est une plante à port ordinaire, devient anormal au bout d'un certain temps. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette remarque; elle aura sa place dans la seconde partie de ce travail.

Dans les Schizandrées et Lardizabalées, qui ont été souvent réunies aux Ménispermées, et qui présentent comme elles des plantes à port ordinaire et des plantes volubiles, je n'ai trouvé aucune anomalie chez toutes les espèces que j'ai examinées (*Akebia quinata*, *Kadsura japonica*, *Holbœllia latifolia* et *Hibbertia volubilis*); la plupart d'entre elles sont pourtant plus ou moins volu iles.

L'anomalie de certaines Ménispermées se rencontre aussi dans un certain nombre de plantes appartenant à des familles très diverses; les auteurs citent à ce point de vue des *Phytocrene*, certains *Bauhinia*, *Wisteria sinensis*, *Rhynchosia phaseoloides*, certaines *Polygalées* (*Securidaca volubilis* et *Comesperma*), des Aristolochiées et autres. Seulement, ici, il se forme bien une écorce secondaire, et l'assise génératrice apparaît au bord interne de cette écorce et sur tout son pourtour à la fois. J'ai examiné la plupart des espèces qui avaient été déjà signalées; mon avis diffère en quelques points de détail de celui des auteurs qui m'ont précédé. On cite la Glycine comme ayant des formations tertiaires anormales dans l'écorce secondaire; je n'ai pu observer cette anomalie, même en étudiant des tiges âgées de cinq à six ans. L'écorce secondaire est notablement développée, mais les formations libéro-ligneuses y font complètement défaut. De pareilles formations ont bien été observées récemment par M. Leclerc du Sablon dans les tiges enroulées de la Glycine, mais c'est dans le liber qu'elles prennent naissance.

La méprise est flagrante en ce qui concerne les Polygalées volubiles dont l'anomalie de structure a été signalée par Crüger (1) dans le *Securidaca volubilis* et un *Comesperma*.

(1) *Bot. Zeit.*, 1850, p. 161.

L'auteur fait remarquer que ces plantes présentent des faisceaux libéro-ligneux concentriques, avec cette particularité que les premiers cercles sont plus développés d'un côté que de l'autre, qu'ils ont, par conséquent, un développement excentrique; quant aux cercles suivants, ils ne sont pas continus et sont plutôt constitués par des arcs libéro-ligneux se développant d'un seul côté. Le *Securidaca volubilis* présente bien l'anomalie signalée par Crüger, mais dans la racine seulement, organe qui a été considéré par l'auteur comme une tige. Quant à celle-ci, elle est parfaitement régulière.

Notons, en terminant, et d'une façon générale, que dans les plantes non volubiles, ces formations sont ordinairement symétriques par rapport à l'axe de la tige. Mais quand les plantes sont volubiles, l'écorce ne peut produire ces méristèmes le long des lignes de pression, et il y a des irrégularités. Cette absence de formation n'a pas lieu seulement dans la région immédiatement en contact avec le support, mais encore dans la région qui lui est opposée. En effet, dans la première, il y a pression de l'extérieur vers l'intérieur, par suite de l'accroissement du support lui-même, qui est le plus souvent une plante vivante; mais il y a aussi pression dans la deuxième, par suite d'un principe de mécanique très simple. On sait, en effet, qu'une force appliquée en un point de pression quelconque, détermine la production d'une force égale dirigée en sens contraire, et située en un point de résistance exactement opposé au premier. Par suite, bien qu'une tige ne subisse une pression directe que d'un seul côté, il y a lieu de la considérer comme comprimée en deux points opposés avec la même intensité. Il résulte de là que, dans la plupart des plantes volubiles, les formations corticales ne se développent bien que dans les deux parties de la tige qui sont perpendiculaires aux plans de pression. Pourtant, il convient de faire des réserves en ce qui concerne cette remarque; elle ne s'applique pas toujours; en effet, très souvent les formations anormales manquent d'un seul côté de la tige; de plus, cette irrégularité se produit dans le *Cocculus laurifolius* qui n'est pas volubile et pour lequel on

ne peut invoquer la pression d'un support quelconque. Nous aurons à revenir sur ce point dans notre deuxième partie.

RÉSUMÉ.

Les Ménispermées ont, au début, la structure typique de la tige des Dicotylédones; des faisceaux libéro-ligneux apparaissent plus tard dans l'écorce primaire de quelques-unes de ces plantes, qu'elles soient du reste volubiles ou non. On observe des faits de même nature chez les Schizandrées, Lardizabalées, quelques Légumineuses et Aristolochiées. Elles n'ont, dans tous les cas, aucun lien avec le port de la plante. Ces faisceaux se disposent en cercles continus autour du cylindre central primitif.

II. — ANOMALIES DU PÉRICYCLE.

Le péricycle a été étudié beaucoup plus tard dans la tige que dans la racine; mais il est aujourd'hui bien connu grâce à l'étude spéciale qu'en a faite tout récemment M. Morot (1). On sait que ce n'est autre chose qu'une couche plus ou moins épaisse de tissu conjonctif, parfois réduite à une seule assise, qui sépare de l'endoderme les faisceaux libéro-ligneux du cylindre central.

Le péricycle de la tige peut, dans certains cas, donner naissance, comme celui de la racine, à des formations de diverse nature, comparables en somme à celles que l'on observe dans la racine. Le péricycle de la tige est susceptible de produire des racines latérales, de se cloisonner pour former des arcs cambiaux interfasciculaires, de produire du liège et du parenchyme secondaire; enfin, ce qui rentre plus intimement dans notre sujet, il peut être le siège d'un certain nombre d'anoma-

(1) L. Morot, *Recherches sur le péricycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XX, 1885, p. 217).

lies, consistant dans la production de faisceaux libéro-ligneux.

Avant d'aborder d'une façon un peu spéciale cette dernière question, je tiens à dire quelques mots seulement de la formation des arcs cambiaux interfasciculaires. Est-ce bien exclusivement dans cette région que ceux-ci se forment? M. Van Tieghem (1) admet l'affirmative, M. Gérard (2) est d'un avis contraire. Or, comme l'a fait ressortir M. Morot (3), on a eu tort de conclure de quelques faits particuliers à la généralité du phénomène. M. Morot a eu souvent l'occasion de constater la formation de ce cambium aux dépens du tissu péricyclique. Il en donne quelques exemples empruntés notamment à l'*Impatiens parviflora* et à certains *Begonia*. A ces exemples, je puis en ajouter bien d'autres; en premier lieu le phénomène est très manifeste et pour ainsi dire général chez les Bégoniacées; mais un des exemples les plus remarquables à ce point de vue est celui de l'*Aristolochia Sipho*, où l'on voit le cambium interfasciculaire obligé, pour passer dans le péricycle, de former entre chaque faisceau une courbe très accentuée à concavité intérieure.

D'un autre côté, aux exemples donnés par M. Gérard, pour prouver le contraire, je pourrais en joindre un très grand nombre. Je prends au hasard *Calendula officinarum*, *Senecio vulgaris*, et les Mélastomacées, d'une façon générale; ici le phénomène est des plus visibles et l'observation ne prête à aucun doute, car l'endoderme est très net, et de plus on sait que dans les plantes de cette famille le péricycle ne comprend qu'une assise de cellules (*pr.*, fig. 12). Il est donc facile de se convaincre par une simple observation, que la formation du cambium interfasciculaire n'intéresse en rien la région du péricycle (*c. if.*, fig. 12).

J'arrive maintenant à la production des faisceaux libéro-

(1) Van Tieghem, *Canaux sécréteurs des plantes* (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 5[e] série, t. XVI, 1872, p. 112).

(2) R. Gérard, *Passage de la racine à la tige* (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 6[e] série, t. XV, 1881, p. 296).

(3) *Loc. cit.*, p. 267.

ligneux dans le péricycle. Ce point a été spécialement traité par M. Morot (1); aussi n'en dirai-je que quelques mots pour confirmer ses observations ou pour ajouter quelques menus détails sur certains points particuliers. Pourtant, je placerai ici et en première ligne, l'anomalie des Calycanthées, car je considère les faisceaux que l'on observe dans ces plantes en dehors du cylindre central, comme prenant naissance dans le péricycle. Nous examinerons donc les Calycanthées, les Chénopodiacées, les Phytolaccacées, les Nyctaginées et les Aizoacées.

Calycanthées. — Les plantes de cette famille ont été l'objet d'un grand nombre d'observations sans qu'on ait pu expliquer l'orientation inverse des faisceaux dits corticaux et que je qualifierai de périphériques pour ne rien préjuger par avance sur la région où on les rencontre. Il y avait lieu, malgré la quantité de faits accumulés sur la question, d'entreprendre de nouvelles recherches pour essayer d'élucider ce qui demeurait encore douteux ou inexpliqué. Avant d'exposer le résultat de mes observations personnelles, il convient, je crois, de voir quel était l'état exact des connaissances au moment où j'ai commencé ce travail.

Mirbel, le premier (2), a signalé la structure particulière que présentait la tige d'un *Calycanthus floridus* très âgé. Il vit que les quatre angles de cet organe renferment chacun un faisceau vasculaire; mais il eut tort de comparer ces faisceaux à ceux qui occupent les quatre angles de la tige tétragone des Labiées, faisceaux que l'on sait aujourd'hui être formés de cellules de collenchyme.

Gaudichaud (3) a vu la relation de ces faisceaux avec les feuilles. Celles-ci possèdent trois faisceaux pénétrant dans la tige; le médian se relie au cercle ligneux central, les deux

(1) *Loc. cit.*, p. 271.
(2) *Loc. cit.*
(3) *Archives de Botanique*, 1833, t. II, p. 493

latéraux forment les faisceaux corticaux qu'il rapproche de ceux des Sapindacées.

Lindley (1) fait remarquer que cette structure particulière se retrouve dans toutes les espèces du genre *Calycanthus*, et fait ressortir la différence d'accroissement qui existe entre les faisceaux périphériques et les faisceaux du système central.

Treviranus (2), qui avait déjà dit quelques mots au sujet de cette plante (3), détaille beaucoup plus que ses devanciers l'apparition des faisceaux anormaux du *Calycanthus* et en étudie le parcours.

M. Woronine (4) a étudié cette anomalie encore bien plus en détail qu'on ne l'avait fait avant lui. Il n'ajoute rien à ce que l'on savait déjà sur la marche des faisceaux de la feuille ; mais il décrit en outre un certain nombre de relations particulières. C'est ainsi qu'à chaque nœud, il existe d'après lui : 1° une commissure transversale réunissant les deux faisceaux corticaux, situés du même côté du plan de symétrie des feuilles ; 2° une anastomose qui va des massifs angulaires au faisceau médian de la famille voisine ; 3° une anastomose entre chaque faisceau cortical et le cylindre central. Enfin dans le pétiole, une anastomose relie le faisceau médian à chacun des deux faisceaux latéraux. Il termine son travail en réfutant la comparaison qu'on avait faite de la famille des Calycanthées avec celle des Sapindacées. Les formations des Sapindacées proviennent de la division du cylindre central ; celles des Calycanthées sont des traces foliaires.

Je ne m'arrête pas aux travaux de Link (5), Mettenius (6),

(1) Lindley, *Natural system of Botany*, 1836, p. 160 et *Vegetable Kingdom*, p. 541.

(2) *Loc. cit.*

(3) Treviranus, *Physiologie d. Gewächs*, 1835, t. I.

(4) Woronine, *Ueber den Bau des Stammes von* Calycanthus (*Bot. Zeit.*, 1860, p. 177).

(5) *Loc. cit.*

(6) *Loc. cit.*

Henfrey (1) et Hartig (2), qui n'apportent aucun fait nouveau, et j'arrive immédiatement au travail tout récent de M. O. Lignier (3), dont je signalerai simplement les conclusions les plus importantes. L'auteur a d'abord examiné l'origine des trois faisceaux du pétiole; elle est bien telle que l'ont décrite Gaudichaud et M. Woronine; mais il s'est surtout attaché à trouver la valeur morphologique des massifs angulaires en étudiant la structure de la tige développée, et en suivant le mode de différenciation des tissus, étudié dans une plante en germination. De ces diverses observations, l'auteur conclut « que le faisceau médian de toute feuille émet sur ses flancs et en montant, des lobes qui, décrivant un arc de cercle à concavité intérieure, vont former ou aider à former les massifs angulaires de l'entre-nœud immédiatement supérieur et sortir dans les nœuds suivants ». Il s'ensuit que si les faisceaux latéraux manquent dans le pétiole des feuilles cotylédonaires, et si de même l'axe hypocotylé est dépourvu de massifs angulaires, cela tient uniquement à l'absence de nœuds et d'entrenœuds inférieurs. Par suite, les faisceaux extérieurs des Calycanthées doivent, d'après M. Lignier, être surtout considérés « comme un système mettant en rapport les feuilles des verticilles successifs, plutôt que comme une portion fondamentale de la tige ».

J'ai étudié plusieurs plantes de cette famille : *Calycanthus floridus*, *C. præcox*, *C. grandiflorus*, *Chimonanthus fragrans*.

Si l'on examine des coupes transversales pratiquées dans la portion hypocotylée provenant d'une jeune tige de l'une quelconque des espèces énumérées, on remarque que le parenchyme cortical est dépourvu de faisceaux. Ce parenchyme cortical, quoi qu'en ait dit M. Lignier, est terminé à la partie interne par une couche endodermique qu'il est facile d'apercevoir avec un peu d'attention (*ed.*, fig. 9). Sans doute, cette

(1) *Loc. cit.*

(2) *Bot Zeit.*, 1859, p. 109.

(3) O. Lignier, *Recherches sur les massifs libéro-ligneux de la tige des Calycanthées* (*Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXI (2e série, t. VI), 1884, p. 128).

couche ne présente pas ici les caractères si nets et si particuliers qu'elle présente dans la racine et très souvent même dans la tige; mais elle n'en existe pas moins, et on la distingue fort bien, grâce à la grande quantité de matière amylacée qu'elle renferme ; on sait d'ailleurs que dans la tige, l'endoderme ne présente pas souvent d'autre caractère différentiel. Or, dans ce cas particulier, les cellules de cette dernière assise de l'écorce renferment beaucoup plus d'amidon que toutes les autres cellules du parenchyme cortical. J'insiste à dessein sur ce point et je tiens à constater la présence de l'endoderme chez les Calycanthées, parce qu'elle nous éclairera plus tard sur la véritable région dans laquelle se trouvent placés les faisceaux périphériques aussi bien au début qu'à une époque assez avancée du développement.

Immédiatement au-dessous de l'endoderme, se trouve le péricycle, dont les éléments tranchent si bien par leurs caractères particuliers avec ceux du parenchyme cortical (*pr.*, fig. 9). Au-dessous, et séparée du bois par une couche de cambium, se trouve une couche libérienne, composée de vaisseaux grillagés à petit diamètre et de parenchyme libérien. En examinant très attentivement cette couche de liber sur tout le pourtour de la tige, on remarque qu'elle est beaucoup plus épaisse en quatre points diamétralement opposés que sur toute autre portion de la circonférence (*l.*, fig. 9). Ces quatre masses, au niveau du collet et même jusqu'au milieu de l'entre-nœud cotylédoné, sont parfaitement homogènes et ne présentent rien de particulier; mais à la partie supérieure du nœud, chacun de ces massifs libériens paraît se différencier en deux portions séparées l'une de l'autre par des cellules dont les caractères n'ont rien de commun avec les éléments du liber, et qui proviennent du péricycle. Une de ces portions reste appliquée contre le cambium et rentre dans la constitution de la couche libérienne du cylindre central. L'autre portion, au contraire, s'éloigne de plus en plus du centre de la tige et se trouve étroitement appliquée contre l'endoderme. En même temps, et en ces quatre points seule-

ment, certaines cellules du péricycle commencent à s'épaissir et à se transformer en cellules scléreuses. Elles se colorent très vivement en rouge par la fuchsine. Ces quatre massifs, ainsi différenciés, sont les premiers éléments des quatre faisceaux qui ne deviendront corticaux que beaucoup plus tard. La portion libérienne, ainsi séparée du liber central par une couche de cellules du péricycle, constituera le liber des faisceaux. Ce liber sera entouré par une couche de péricycle, formée d'une seule rangée de cellules à la partie interne et de plusieurs rangées à la partie externe. Celles-ci s'épaissiront fortement et constitueront alors les arcs de sclérenchyme que l'on observe à la partie externe de chacun des massifs périphériques. D'après cette disposition, remarquons que la portion interne du péricycle de ces faisceaux est immédiatement en contact avec le péricycle du cylindre central; les deux libers ne sont encore séparés que par des cellules qui n'ont aucun caractère propre à celles de l'écorce. Quant au bois de ces massifs, examinons rapidement comment il prend naissance. A l'entre-nœud suivant, c'est-à-dire au premier entre-nœud épicotylé, quelques cellules libériennes situées contre les arcs fibreux du péricycle s'entaillent par des cloisons tangentielles et constituent de la sorte un cambium qui produira du bois à sa partie externe et par voie centripète. Le faisceau est alors constitué et comprend, de l'intérieur vers l'extérieur, du liber, du bois en assez petite quantité, le tout entouré d'une couche de péricycle elliptique avec les caractères déjà indiqués. Par suite, ces faisceaux présentent une orientation inverse du liber par rapport au bois; je dois ajouter que dans certaines espèces, et notamment dans le *Chimonanthus fragrans*, cet élément est très réduit et n'est représenté que par quelques rares vaisseaux à très petit diamètre. Il est intéressant de faire remarquer tout d'abord que, quoique séparés du cylindre central, ces faisceaux ne sont pas encore, à proprement parler, situés dans le parenchyme cortical, puisqu'ils en sont séparés par le péricycle et l'endoderme. Ce n'est que plus tard que les cellules du péricycle des faisceaux s'éloi-

gnent de celles du péricycle de la portion centrale, et que, par suite de cette rupture, les cellules de l'écorce peuvent s'insinuer entre les faisceaux périphériques et le cylindre central et les éloigner de plus en plus de cette partie.

Mais ce phénomène ne se produit que beaucoup plus tard. En effet, si l'on fait une coupe dans une branche jeune, soit de *Calycanthus floridus*, soit de *Chimonanthus fragrans*, mais pourtant à une distance assez grande du sommet végétatif, on observe que les faisceaux périphériques sont relativement moins éloignés du centre qu'on ne serait en droit de le supposer. Les cellules du péricycle de la tige proprement dite se sont épaissies par places et forment un certain nombre d'îlots de fibres assez rapprochés les uns des autres, ce qui permet de bien différencier cette région de tous les autres tissus environnants : quant à l'endoderme, il est encore aussi visible que dans les tiges tout à fait jeunes. Si maintenant on examine un des faisceaux périphériques, on voit que l'arc fibreux externe a augmenté de largeur, et il est facile de voir qu'il se relie de chaque côté au péricycle de la tige par quelques cellules de péricycle non épaissi. Enfin, à la partie interne, le liber est séparé de celui du cylindre cortical par une seule assise de cellules appartenant au péricycle du faisceau et par les cellules fibreuses du péricycle appartenant au cylindre libéro-ligneux. Il n'y a aucune cellule remplie d'amidon, par suite, point de cellules corticales. On voit, en effet, et très facilement, que l'endoderme arrivé en face des faisceaux périphériques, se relève de manière à décrire une courbe s'appliquant exactement contre l'arc fibreux des faisceaux périphériques. A un état encore plus avancé, et correspondant à une époque relativement éloignée, on observe les mêmes phénomènes ; seulement, on constate que le tissu cortical pénètre peu à peu entre les massifs angulaires et le cylindre central jusqu'au moment où la pénétration est complète et où les faisceaux primitivement péricycliques deviennent bien réellement corticaux.

Voyons maintenant ce qu'il faut croire de la relation de ces faisceaux périphériques avec ceux des feuilles, et examinons

les objections que l'on peut faire, à ce sujet, à l'opinion de M. Lignier. M. Lignier admet que les massifs corticaux sont formés par des lobes provenant de la division des faisceaux médians des feuilles, lobes qui, à chaque nœud, forment les faisceaux latéraux du pétiole. D'après cette manière de voir, ces faisceaux latéraux ne seraient autre chose qu'une division du faisceau médian de la feuille située au nœud immédiatement inférieur. Cette explication me paraît inadmissible, pour plusieurs raisons tirées du développement et de la structure même des massifs corticaux. En effet, si ces derniers ne sont autre chose que le résultat de la division du faisceau médian du pétiole, comment se fait-il qu'ils soient pourvus d'un cambium très actif, alors qu'il n'en existe réellement pas dans les faisceaux foliaires? — car on sait que le faisceau destiné à pénétrer dans la feuille perd son cambium au moment même où il s'échappe du cylindre central. — Comment se fait-il encore que le bois soit entouré d'un arc de péricycle, alors qu'il n'en existe pas dans les faisceaux foliaires? Enfin, les faisceaux corticaux renferment beaucoup plus de liber que n'en pourraient fournir assurément tous les faisceaux du pétiole réunis. Il me paraît plus légitime d'admettre que ce sont les massifs angulaires qui forment les faisceaux foliaires latéraux du pétiole. Chacun des massifs envoie une branche à chacune des feuilles respectives, insérées à la base même du nœud, et chacune de ces branches pénètre dans la feuille en décrivant une courbure à concavité intérieure. Par suite de ce parcours particulier, le bois des faisceaux latéraux se trouvera, dans la feuille, tourné vers la face supérieure, et le liber vers la face inférieure; l'orientation sera donc normale et ne différera en rien de celle que présente le faisceau médian provenant directement du cylindre central. Au contraire, si les choses se passaient comme le dit M. Lignier, voyons ce qui arriverait : admettons avec lui que les massifs périphériques soient produits par les lobes qu'émet le faisceau médian avant de pénétrer dans le pétiole, mais que, à la partie supérieure, ces lobes quittent les massifs angulaires et pénètrent dans la feuille pour

y constituer les faisceaux latéraux ; or, s'il en est ainsi, puisque le bois est à l'extérieur et le liber à l'intérieur, les faisceaux latéraux vont avoir leur liber à la face supérieure, leur bois à la face inférieure, ce qui serait tout à fait anormal et ce qui n'existe pas en réalité : tous les faisceaux de la feuille ont une orientation identique et normale. Il faudrait alors supposer qu'en s'incurvant pour pénétrer dans le pétiole, la portion détachée des massifs périphériques subit une révolution de 180 degrés, ce qui paraît peu probable; dans tous les cas, M. Lignier ne l'a pas signalée.

D'autre part, on pourra m'objecter que si les choses se passent comme je le crois, il devrait y avoir aussi des faisceaux latéraux dans la feuille cotylédonaire, tandis que le pétiole de celle-ci ne présente qu'un seul faisceau médian. Mais cette manière d'être n'infirme en rien mon opinion, car, lorsque les faisceaux périphériques n'existent encore qu'à l'état d'ébauche et sont à peine séparés du cylindre central, il n'est pas étonnant qu'ils ne fournissent pas de ramifications pour constituer les faisceaux en question. Peut-être aussi est-il assez difficile de les apercevoir, alors qu'ils sont encore tout entiers parenchymateux, à cause de l'absence du bois qui n'est pas encore formé et des fibres de péricycle.

En résumé, les observations relatées ici permettent de dire que les faisceaux périphériques des Calycanthées prennent naissance dans le péricycle, qu'ils restent pendant fort longtemps dans cette région, et qu'ils ne sont que fort tard repoussés dans l'écorce pour devenir corticaux au sens étroit du mot. Ces faisceaux fournissent dans chaque entre-nœud les faisceaux latéraux de la feuille située à la partie inférieure, le faisceau médian provenant toujours directement du cylindre central, au moins en grande partie, car les deux lobes destinés à former les faisceaux latéraux envoient chacun une anastomose d'ailleurs signalée et constatée par la plupart des auteurs.

Phytolaccacées. — Comme je l'ai déjà dit, les formations anormales que l'on observe dans cette famille, ainsi que dans

les familles qui suivent, ayant été déjà étudiées par M. Morot (1), j'ai peu de chose à en dire. D'ailleurs, mes observations concordent en général d'une manière parfaite avec les siennes, et je suis heureux de pouvoir les confirmer; mon opinion ne diffère quelque peu de la sienne que sur quelques points de détail; ce sont les seuls sur lesquels je veuille m'arrêter.

Dans le *Phytolacca dioica*, que M. Morot a pris comme exemple, c'est bien en effet dans le péricycle que se constituent les méristèmes successifs qui donnent naissance aux cercles concentriques de faisceaux libéro-ligneux. J'ajouterai que pour suivre l'accroissement en épaisseur du cylindre central, le parenchyme cortical se cloisonne aussi en même temps que le péricycle : ce cloisonnement est très actif et l'on peut observer dans certaines cellules jusqu'à trois cloisons radiales. Le méristème issu de l'activité du péricycle se différencie de place en place en faisceaux collatéraux qui forment un deuxième cercle vasculaire. Mais il n'est pas exact de dire, avec M. Morot (2), que ces nouveaux faisceaux se trouvent « généralement vis-à-vis des faisceaux primaires », pas plus que M. Regnault (3) n'avait eu raison de dire que les faisceaux des deux cercles alternaient. En effet, le deuxième cercle ayant un diamètre plus grand que celui du premier, les faisceaux sont ici plus nombreux que ceux du cercle primitif, et par suite occupent une situation quelconque vis-à-vis de ceux qui composent ce dernier. Sans doute, certains sont bien en face des faisceaux primaires, mais il y en a d'autres qui sont au contraire placés exactement en face des rayons médullaires primitifs. Entre les deux situations on a tous les intermédiaires. D'un autre côté, si dans certains cas les rayons de parenchyme secondaire prolongent les rayons médullaires primaires, il y a au contraire bien des cas où il en est autrement.

(1) *Loc. cit.*, p. 275.

(2) *Loc. cit.*, p. 276.

(3) Regnault, *Recherches sur les affinités de structure des tiges des plantes du groupe des Cyclospermées* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 4e série, t. XIV, p. 73, 1860).

Je n'ai pu observer les phénomènes analogues dans toutes les espèces de *Phytolacca* que j'ai examinées : *P. icosandra*, *P. decandra*, *P. abyssinica*. En outre, je ne peux pas dire si l'anomalie se présente dans les autres genres de la famille, n'ayant pas eu d'échantillons à ma disposition. Une tige de *Rivina humilis* ne m'a pas offert d'anomalie au moment où je l'ai examinée. Pourtant, M. Regnault (1) semble dire que le *Rivina levis* présente une structure anormale identique dans l'ensemble à celle des *Phytolacca*.

Je conclus donc avec M. Morot que dans cette famille les cercles de faisceaux libéro-ligneux surnuméraires proviennent tous, quel que soit leur nombre, de l'activité du péricycle, et non de celle du liber, comme le croyait M. de Bary (2).

Chénopodiacées. — Dans cette famille, il y a plusieurs cas à distinguer. En premier lieu, il peut se faire que l'anomalie se produise absolument comme dans les Phytolaccacées. Le péricycle se cloisonne, et le nouveau méristème se différencie par places en faisceaux libéro-ligneux. Le tissu conjonctif, situé entre chacun d'eux, constitue les rayons médullaires. C'est ce que M. Morot a décrit en détail dans l'*Atriplex nitens*, dans l'*Ambrina chilensis*, et dans d'autres espèces; pour ma part, j'ai observé ces formations dans des plantes différentes, notamment dans le *Lecanocarpus nepalensis*, le *Dieringia celosioides*, le *Bosia yermavora*. Dans certains cas, il peut arriver que l'une des zones génératrices présente des points de contact avec celle qui avait été précédemment formée. En ce point, les deux méristèmes se confondent de telle sorte que certains cercles de faisceaux sont incomplets. Mais il peut se faire, comme le dit M. Morot (3), que « les cellules qui bordent extérieurement chaque faisceau libérien se cloisonnent pour former des ponts de méristème, qui appuient leurs extrémités aux arcs générateurs interfasciculaires ». On aurait

(1) *Loc. cit.*, p. 139.
(2) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, p. 517.
(3) *Loc. cit.*, p. 279.

de la sorte des méristèmes consécutifs, non plus concentriques, mais anastomosés en réseaux à mailles étroites. Je ne suis pas tout à fait d'accord sur ce point avec M. Morot. Jamais je n'ai vu, dans ce cas-là, le péricycle se cloisonner tout d'abord en face des faisceaux pour former un méristème se reliant ensuite au méristème interfasciculaire. Voici ce qui se passe dans les *Iresine celosioides*, *Suæda fruticosa*, *Amarantus glomeratus*, *Chenopodium Quinoa*, etc. Le méristème interfasciculaire se prolonge en dehors du liber du faisceau, mais d'un seul côté seulement (*mer.*, fig. 16), puis, peu à peu, le cloisonnement gagne dans le péricycle jusqu'au moment où il se rejoint avec le méristème interfasciculaire du côté opposé. Ainsi, jamais le débordement du méristème en dehors du liber par l'intermédiaire du péricycle n'a lieu des deux côtés du faisceau à la fois; jamais non plus le péricycle ne se cloisonne en dehors du contact du méristème interfasciculaire. Finalement, quelle que soit la marche du développement, le résultat est le même : on a les réseaux générateurs dont parle M. Morot. Pourtant je tenais à insister sur ce détail, parce qu'à mon sens on doit dans les Chénopodiacées considérer deux cas bien distincts dans la production de l'anomalie. Dans un premier cas, on a plusieurs méristèmes successifs, qui peuvent être absolument indépendants les uns des autres, ou bien présenter de loin en loin des points de contact. Dans le second cas, c'est toujours le même méristème primitif qui passe en dehors du liber des faisceaux, grâce au cloisonnement du péricycle, cloisonnement qui commence toujours d'un seul côté et qui part du méristème interfasciculaire.

En terminant les Chénopodiacées, je dois dire que la présence de l'anomalie n'est pas constante, et que le *Camphorosma monspeliaca*, que j'ai examiné, présente une structure parfaitement normale.

Nyctaginées. — Dans les Nyctaginées, on n'observe guère que les réseaux générateurs dont il vient d'être question, et c'est dans cette famille que j'ai pu observer le plus facilement

et le plus nettement le processus particulier dont je viens de parler. Le phénomène est particulièrement facile à observer dans le *Bougainvillea splendens* et dans le *Mirabilis Jalapa*. Au contact du liber, d'un seul côté, le méristème interfasciculaire paraît se dichotomiser, (*mer*. fig. 16 et 19) : une branche forme le méristème interfasciculaire, l'autre se prolonge le long du liber dans le péricycle. Ce phénomène ne se produisant pas au même moment à fois sur tous les faisceaux, on peut en suivre très clairement toutes les phases successives.

Quant aux Aizoacées, je n'ai rien à ajouter à ce qu'en a dit M. Morot.

En résumé, en ce qui concerne le groupe de ces quatre familles, mes observations confirment, à peu de chose près, toutes celles que M. Morot a déjà publiées. Je ferai notamment ressortir que, comme lui, je ne saurais admettre avec M. de Bary que dans la tige des plantes que je viens de passer en revue, les faisceaux collatéraux soient produits tout entiers par la face interne d'un méristème. On voit très nettement, au contraire, que ce méristème se différencie en bois à sa face interne, en liber à sa face externe ; il passe ensuite en dehors de ces faisceaux comme je l'ai indiqué. Du reste, le seul fait de voir en certains points le cambium nettement placé entre le liber et le bois (*c*, fig. 16), infirme suffisamment l'opinion de M. de Bary. Il est certain que si l'on observe un faisceau après que le méristème est passé en dehors de lui, on pourra être amené à croire que le faisceau tout entier résulte de l'activité de sa face interne. L'étude attentive du développement montre qu'il n'en est rien.

Cette confirmation des observations de M. Morot me paraît d'autant plus intéressante, que nous sommes arrivés aux mêmes conclusions en étudiant des espèces très éloignées les unes des autres.

RÉSUMÉ.

Le péricycle, en faisant abstraction de ses fonctions ordi-

naires, est souvent le siège d'un développement exceptionnel de faisceaux libéro-ligneux. Les Calycanthées, Chénopodiacées, Phytoloccacées, Nyctaginées et Aizoacées en fournissent de nombreux exemples. Des interprétations diverses ont été successivement admises au sujet de ces faisceaux avant que le péricycle fût suffisamment connu; leur origine nous paraît maintenant certaine.

III. —Anomalies de l'assise génératrice libéro-ligneuse.

Les anomalies de cette région ne sont pas dues à des formations irrégulières qui y prennent naissance. Elles sont plutôt produites par le fonctionnement irrégulier de cette assise. L'irrégularité de ce fonctionnement est parfois peu accentuée; elle peut même arriver à rendre normale une tige dont la structure était un peu particulière dans le jeune âge. Pourtant, le plus souvent, le fonctionnement de cette assise est assez anormal pour amener la formation de tiges à structure tout à fait extraordinaire. Entre les deux cas extrêmes on peut observer tous les intermédiaires. Les Aristolochiées, certaines Légumineuses, un grand nombre de Bignoniacées et de Loganiacées, quelques Acanthacées et la plupart des Sapindacées présentent des particularités de structure ou de véritables anomalies provenant d'un mode spécial dans le fonctionnement de l'assise génératrice. J'examinerai successivement en détail chacune des familles que je viens de signaler.

Aristolochiées. — Les Aristoloches ont été longtemps considérées comme des plantes anormales. D'après Decaisne, certaines Aristoloches ont des couches concentriques, telle est l'*A. Sipho*. Dans d'autres, *A. labiosa*, *A. Clematitis*, les faisceaux se divisent par l'interposition de rayons cellulaires incomplets, convergeant vers le centre à la manière d'un éventail. En outre, on considérait que les tiges des Aristolochiées offrent encore un point intéressant; en effet, la portion libérienne se présente sous la forme de petits faisceaux appo-

sés à ceux du bois; ils se multiplient en même nombre que ceux du bois, puisque à toute époque ils sont en nombre égal et opposés. Nous n'avons plus aujourd'hui à tenir compte de cette particularité; c'est la structure primaire et normale de toute tige que les Aristoloches conservent indéfiniment; ce n'est pas là, d'ailleurs, un fait isolé dans l'embranchement : les Ménispermées et les Renonculacées sont dans ce cas.

On peut donc considérer que les Aristoloches ont une tige normale; il y a cependant une légère irrégularité dans le fonctionnement de l'assise génératrice, mais qui n'aboutit pas à la formation d'une anomalie. Étudions l'*A. Sipho*. Une tige très jeune montre, en coupe transversale, une écorce peu épaisse, terminée par un endoderme très net; le péricycle, formé de plusieurs assises de cellules, est encore parenchymateux. Viennent ensuite des faisceaux libéro-ligneux normaux, plongés au milieu du tissu conjonctif et séparés les uns des autres par des rayons médullaires très larges. A un état plus âgé, l'écorce se différencie en deux parties : une portion extérieure, collenchymateuse, uniformément chlorophyllienne et une portion interne, composée en majeure partie de grandes cellules parenchymateuses incolores, au milieu desquelles se trouvent quelques cellules à chlorophylle plus petites. Le péricycle est sclérifié et forme un anneau de sclérenchyme continu, qui présente de loin en loin des déchirures produites par le développement du cylindre central. La partie interne du péricycle reste parenchymateuse. Les faisceaux ne présentent rien de particulier; pourtant, certains d'entre eux sont plus étroits que d'autres, mais ils ont tous la même longueur dans le sens radial. Ces faisceaux sont réunis les uns aux autres par des ponts de cambium interfasciculaire passant très nettement dans le péricycle : celui-ci forme une sorte d'arche à concavité intérieure dans l'intervalle des faisceaux.

Dans une tige de deux ans, les faisceaux sont toujours séparés les uns des autres; mais, malgré cela, dans chaque faisceau, le bois de première année se distingue très nettement de celui de deuxième année (b^1, b^2, fig. 20).

Dans chaque faisceau, ce dernier est divisé radialement en deux parties par un nouveau rayon médullaire secondaire, s'arrêtant au bois de première année (rm^2, fig. 20). Il y a donc des rayons médullaires de première formation complets (rm^1, fig. 20) et des rayons de deuxième formation incomplets. Ces derniers rayons sont dus à ce que le méristème cesse de fonctionner en certains points particuliers, situés au milieu de chaque faisceau, ne produit plus ni bois, ni liber, et passe à l'état de tissu conjonctif. Seulement en ces points, ce tissu conjonctif se divise par quelques cloisons, et il se produit ainsi des cellules parenchymateuses destinées à permettre à ces rayons de suivre l'extension des faisceaux. Dans le bois de troisième année, le même phénomène se produit et il donne lieu à la formation d'un rayon tertiaire (rm^3, fig. 20), situé de chaque côté du rayon secondaire; ces rayons tertiaires s'arrêtent d'ailleurs au bois de deuxième année. A ce moment une tige présente des faisceaux libéro-ligneux séparés les uns des autres par les rayons médullaires primitifs; mais, dans chacun de ces faisceaux, la portion ligneuse est divisée en deux grands lobes à partir du bois de deuxième année, chacun de ces lobes étant lui-même bilobé à partir du bois de troisième formation. Le phénomène continuant, on arrive à avoir ainsi la structure en éventail que Decaisne signalait dans l'*Aristolochia Clematitis*. Quant au liber, il est divisé en autant d'îlots qu'il y a de rayons, quel que soit d'ailleurs l'âge de ces derniers. La partie scléreuse du péricycle se divise aussi en fragments qui se trouvent placés assez régulièrement en face de chaque masse libérienne.

Le liège des Aristolochiées, souvent signalé, devait attirer mon attention. Voici comment se constitue la formation subéreuse. Il commence par se former un premier liège aux dépens d'un méristème subéreux épidermique; les éléments qui constituent ce liège sont tous à parois très minces. Au bout d'un certain temps ce premier cambium subéreux cesse de fonctionner et il se forme une deuxième assise génératrice dans le tissu situé immédiatement au-dessous de la première

couche de liège formée. Le développement de cette deuxième formation est très abondant, de sorte que le premier manchon de liège est déchiré en fragments dont les bords s'incurvent plus ou moins vers l'extérieur : d'où la structure un peu spéciale de cet élément protecteur. Cette déchirure des couches subéreuses précédemment formées, provient très vraisemblablement de la nature même des éléments du liège, qui sont tous à parois très minces. Dans le Chêne-liège, en effet, où l'on observe plusieurs méristèmes subéreux successifs, le même phénomène ne se produit pas, parce que les éléments formés les derniers dans chaque couche présentent des parois très épaisses; on a toujours une ou deux assises de périderme, qui est très résistant, et qui a pour but d'empêcher la rupture des couches les plus extérieures.

J'ai observé le même phénomène quant à la structure en éventail dans l'*A. tomentosa*. Seulement les faisceaux du cylindre central ont une disposition particulière. Ils entourent une moelle qui a la forme d'un quadrilatère très allongé : leur contour extérieur est au contraire à peu près circulaire. Par suite, les faisceaux qui sont à l'extrémité du côté étroit du quadrilatère sont forcément beaucoup plus petits en longueur radiale que ceux qui entourent les deux grands côtés : ces derniers sont en effet deux ou trois fois plus longs que les autres.

Quant à l'*A. Clematitis*, que Decaisne signalait comme possédant une structure particulière, elle est au contraire parfaitement normale; les faisceaux libéro-ligneux sont isolés, séparés les uns des autres par des rayons médullaires très larges : je n'ai pu constater la formation des rayons secondaires et tertiaires que j'ai décrits dans les deux espèces précédentes.

Légumineuses. — Un cas très simple nous est fourni par certains *Bauhinia* et notamment par le *Bauhinia speciosa*, sur lequel ont porté particulièrement mes observations. La tige, tout à fait jeune et coupée non loin du sommet végétatif, pré-

sente un contour irrégulier affectant assez bien la forme d'une croix de Malte (fig. 21). Entre l'épiderme et la moelle qui présente la même forme, se trouve un parenchyme non encore différencié dans lequel vont se former un peu plus tard les divers éléments anatomiques de la tige. En effet, à un état un peu plus avancé, les vaisseaux se différencient sur tout le parcours de la moelle en suivant exactement le contour irrégulier (*b*, fig. 21). Il en est de même des autres éléments, liber et péricycle bien développé, de sorte que, lorsque la tige est normalement constituée, on trouve que ses divers éléments : parenchyme cortical, péricycle, liber et bois présentent tous la même disposition et la même irrégularité dans leur contour (*pc.*, *pr.*, *l*, *b*, fig. 21). Mais au bout de quelque temps, l'assise libéro-ligneuse fonctionne plus activement en face de chacun des angles rentrants et produit une plus grande quantité de bois en chacun de ces points (b^2, fig. 22). Par suite de cette particularité, les concavités du cercle ligneux se comblent peu à peu, son contour se régularise graduellement et les éléments extérieurs, qui se moulent exactement sur lui, prennent aussi une situation plus régulière; finalement, on arrive à avoir une tige présentant une structure régulière à l'extérieur (fig. 22); la moelle seule conserve sa forme cruciale primitive et demeure ainsi indéfiniment comme la seule trace de l'anomalie du début.

Il est à remarquer que lorsque le contour extérieur du bois est devenu parfaitement circulaire, l'assise libéro-ligneuse fonctionne avec la régularité la plus parfaite en donnant des couches circulaires, sans le moindre lobe rentrant ou sortant, dans le cercle ligneux.

Les autres *Bauhinia* que j'ai examinés, *B. forficulata* et *B. purpurea*, ne présentaient rien de particulier et avaient une structure normale dès le début.

Dans d'autres Légumineuses, on peut dire que c'est le phénomène inverse qui se produit. La tige est d'abord normale; mais au bout de quelque temps l'assise libéro-ligneuse exagère sa production de bois en certains points, la diminue au con-

traire dans d'autres, de sorte que l'organe présente bientôt un contour très irrégulier avec un certain nombre d'angles saillants et un nombre égal d'échancrures. C'est ce qui a été décrit déjà par Richard (1) dans le *Cassia quinquangulata*, où l'on observe cinq angles et cinq échancrures qui sont exactement bordés par le liber et le parenchyme cortical dont la production se fait uniformément en tous les points. Dans d'autres plantes qui n'appartiennent pas à cette famille, comme certains Lantana (2), il n'y a que quatre saillies alternant avec les points d'insertion des feuilles. Ailleurs c'est seulement sur deux points opposés que l'assise libéro-ligneuse exagère son activité, de manière à former une tige rubanée plus ou moins aplatie. Le fait a été observé dans l'*Heritiera Fomes* (3), chez certains *Cissus* et *Piper* et même dans les Légumineuses, chez quelques espèces de *Bauhinia* (4) et dans une liane singulière du Brésil, le *Caulotretus heterophyllus;* mais dans cette dernière espèce s'ajoute une particularité nouvelle. La tige de cette plante si singulière a la forme d'un ruban ailé, ondulé dans sa partie médiane, tandis que les ailes restent droites, d'où le nom d'*escalier de singe* qui lui est vulgairement donné.

Tout récemment M. Warburg (5) a entrepris l'étude anatomique de cette liane, et il a conclu de ses observations que dans la partie centrale de la tige le plus grand nombre des cellules, même des cellules dont les parois sont lignifiées, continuent à s'accroître en longueur; cet accroissement ne se produisant pas dans le tissu des ailes, c'est à une sorte d'antagonisme qui s'établit ainsi entre les deux tissus que serait dû le plissement médian de la tige.

(1) Richard, *Traité de Bot.*, 7e édit., p. 83.
(2) F. Muller, *Bot. Zeit.*, 1866, p. 57.
(3) Schacht, *Lehrbuch.*, I, p. 346.
(4) Lindley, *Introd. to Botany*, 78, f. 35, et Schleiden, *Grundz. d. Bot.*, 3e édit., II, p. 167.
(5) Warburg, *Ueber Bau und Entwickelung der Holzes von* Caulotretus heterophyllus (*Bot. Zeit.*, 1883, p. 617).

Asclépiadées. — Si maintenant l'on considère le cas où l'assise libéro-ligneuse exagère sa production de liber, précisément en face des points où la production du bois est très faible, le contour extérieur de la tige restera toujours circulaire et l'anomalie résidera seulement dans les régions internes. C'est ce qui se passe dans un grand nombre de Bignoniacées grimpantes.

Mais, avant d'aborder l'étude de cette anomalie, je crois intéressant de dire quelques mots du phénomène spécial que certaines Asclépiadées appartenant au genre *Ceropegia* présentent dans leur développement.

Le *Ceropegia Sundersii*, par exemple, présente une écorce terminée par un endoderme très net. Le péricycle est épaissi de loin en loin, et forme des paquets de fibres isolés : c'est du reste là sa manière d'être à peu près générale dans le groupe des Apocynées et Asclépiadées. Dans les premiers temps, le bois forme un cercle régulier, constitué par les faisceaux primaires (b^1, fig. 18), réunis les uns aux autres par du bois secondaire qui est à peu près exclusivement formé de fibres ligneuses. Au bout d'un certain temps, le jeu de l'assise cambiale se modifie; elle se met à produire de très larges vaisseaux ponctués en deux points diamétralement opposés (b^2, fig. 18) : il apparaît d'abord un gros vaisseau à chaque pôle (b^2, fig. 17), puis le nombre de ces éléments augmente rapidement; sur tout le reste de la circonférence, le cambium ne produit plus exclusivement que du liber. On pourrait jusqu'à un certain point admettre que cette anomalie est identique à celle des Bignoniacées, avec cette seule différence qu'elle se produit seulement en deux points opposés; cependant une analyse plus exacte montre que le rapprochement n'est pas en réalité aussi étroit, car dans les *Bignonia* il ne se produit plus de liber dans les points où se forme le bois : ici, au contraire, le jeu de l'assise est double en ces points là, et donne toujours une certaine quantité de liber en même temps que des éléments vasculaires. Par suite, le contour de la tige primitivement circulaire tend à devenir elliptique. Je

considère donc que les *Ceropegia* sont un intermédiaire entre les Légumineuses et autres plantes dont il vient d'être question, et les Bignoniacées auxquelles je passe immédiatement.

Bignoniacées. — Des recherches fort nombreuses ont été faites sur les plantes de cette famille; par suite, j'aurai fort peu de chose à ajouter aux observations précédemment publiées. Je me contenterai simplement de résumer en quelques mots l'état de la question. En ce qui concerne la bibliographie, je renvoie simplement au travail de M. Bureau (1), où l'on trouve résumées les diverses opinions des auteurs qui avaient écrit sur les Bignoniacées avant lui. J'ajouterai seulement qu'après la publication de ce travail, M. Fritz Müller (2) consacre dans son Mémoire un chapitre aux plantes de cette famille. Plus tard, M. Bureau (3) reprend la question à un autre point de vue, et essaie de donner une diagnose des genres de la famille, en s'appuyant sur les caractères anatomiques de la tige.

Il résulte de l'ensemble de tous ces faits que les Bignoniacées sont susceptibles d'offrir trois sortes d'anomalies.

La première de ces anomalies, qui est aussi la plus fréquente, est la suivante : en quatre points diamétralement opposés, le cambium cesse de former du bois à sa face interne; mais, en revanche, il exagère sa production de liber en ces mêmes points, de sorte que le contour extérieur demeure toujours circulaire. On a donc quatre lobes de liber pénétrant plus ou moins profondément dans la masse ligneuse. Il faut noter que les quatre points dans lesquels se produit l'anomalie sont alternes avec les rangées de feuilles qui sont opposées en croix. Ces encoches peuvent avoir la même longueur ou bien

(1) Ed. Bureau, *Monographie des Bignoniacées* ou *Histoire générale et particulière des plantes qui composent cet ordre naturel.* Paris, 1864.

(2) *Bot. Zeit.*, 1866, p. 65.

(3) Ed. Bureau, *Valeur des caractères tirés de la structure de la tige pour la classification des Bignoniacées* (*Comptes rendus*, LXXV, 1872, 934, et *Bull. Soc. Bot. de France*, XIX, 1872, p. 14).

être disposées en escalier, dont les marches correspondent aux époques successives de végétation. Dans bien des cas, les arcs normaux continuent à agir indéfiniment ; dans d'autres, l'anomalie se reproduit sur les lobes du bois en leur milieu, en les bifurquant régulièrement en couches parallèles.

Chez certains *Bignonia*, le péricycle subit un cloisonnement tardif et produit un méristème dans lequel se différencient des faisceaux libéro-ligneux isolés, formant une zone en dehors de l'anneau normal. Il peut se faire une série de ces zones concentriques de dedans en dehors.

Enfin, en troisième lieu, le parenchyme ligneux qui enveloppe les pointes extrêmes des faisceaux libéro-ligneux primaires, reste pendant longtemps, gorgé d'amidon puis, il se cloisonne, se dilate beaucoup et forme des masses qui s'accroissent dans des directions irrégulières en disjoignant les lobes du bois et en marbrant toute la surface interne de ce bois.

Tout récemment, M. Schulz (1) a publié un nouveau Mémoire sur la question.

Strychnées. — L'anomalie qu'on a observée depuis déjà assez longtemps dans la tige des Strychnées, se rapproche assez de celle que l'on connaît si bien chez les Bignoniacées ; elle se présente, du reste, aussi bien dans les Strychnées à tige grimpante que dans les Strychnées à tige dressée. On sait en quoi elle consiste. Si l'on fait une coupe transversale d'une tige de Strychnée ayant plus de deux ans, on voit que la masse ligneuse est parsemée d'un nombre plus ou moins considérable d'îlots blanchâtres, clairs, qu'une observation plus attentive montre formés de tubes criblés et de parenchyme libérien.

M. Fritz Müller (2) me paraît avoir été le premier à signaler le fait, mais ce fut tout ; il ne chercha en aucune façon à expliquer cette structure particulière. La manière dont il faisait

(1) Schulz, *Anatomische Studien über das anomale Dickenwachsthum von* Bignonia (*Flora*, 1884, n° II).
(2) *Loc. cit.*, p. 65.

ses observations ne le lui permettait en aucune façon. Depuis, on a cherché à expliquer cette anomalie si singulière, et M. de Bary (1) suppose qu'elle est due à une activité irrégulière de l'assise libéro-ligneuse. D'après cet auteur, l'assise libéro-ligneuse, qui avait jusque-là donné du bois à sa partie interne, commence, à un moment donné, à produire en certains points, mais toujours du même côté, un mélange de tubes criblés et de parenchyme. Puis, au bout d'un certain temps, le fonctionnement de l'assise génératrice redevient normal, et elle produit de nouveau du bois sur tout son pourtour. Par suite, les îlots de liber dont la formation est ainsi arrêtée se trouvent plongés au milieu de la masse ligneuse. Cette opinion de M. de Bary a été acceptée et reproduite par M. Van Tieghem (2) ; or, si l'on admet cette manière de voir, on a affaire à une assise qui, en certains points, donne du bois, puis du liber, et de nouveau du bois, et tout cela sur la même face, à la partie interne.

Les recherches que j'ai entreprises à ce sujet me permettent, je crois, de donner une explication plus simple et plus rationnelle de ce phénomène anormal. Mes observations ont surtout porté sur le *Strychnos nux-vomica*. Si l'on fait une coupe d'une tige d'un an, on n'observe rien de particulier. Le cambium produit surtout et presque exclusivement du bois, formé de quelques vaisseaux plongés au milieu d'une masse considérable de fibres (*b*, fig. 23). Quant à la production du liber, elle est très faible, pour ne pas dire nulle. En dehors, se trouve le péricycle, qui forme une couche composée de plusieurs assises de cellules ; celles de l'extérieur sont sclérifiées et constituent un anneau de sclérenchyme, connu depuis bien longtemps et qui a été décrit comme caractère particulier des plantes de la famille des Loganiacées (*pr. sc.*, fig. 24). Enfin, dans la moelle, à la partie interne du bois, on trouve d'énormes amas libériens.

(1) De Bary, *Vergleichende Anatomie*, Leipzig, 1877, p. 594.
(2) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, Paris, 1884, p. 796.

En faisant une coupe de la tige de deux ans, on constate que le contour du bois n'est pas régulier, mais que la masse ligneuse est creusée d'un certain nombre d'anfractuosités plus ou moins profondes. Une observation attentive permet de voir que ces anfractuosités sont remplies par des amas de tubes criblés. Ce sont ces petits amas libériens (*lb.*, fig. 23) qui deviendront plus tard les îlots libériens que l'on observe au milieu de la masse ligneuse; nous verrons plus loin comment. Mais le point important à retenir dès maintenant, c'est que le cambium reste toujours appliqué contre le bois, qu'il en suit le contour irrégulier, et que par suite les masses libériennes sont produites à la partie externe de l'assise libéro-ligneuse et non à sa partie interne (*c.* fig., 23) .

Le phénomène est alors facile à saisir. En certains points, le cambium a cessé de fonctionner à sa partie interne, de produire du bois, et en ces points-là, il a fonctionné au contraire à sa partie externe et a donné du liber. Le développement continuant ainsi, le bois arrive peu à peu à surmonter les formations libériennes, et celles-ci pénètrent de plus en plus dans la masse ligneuse (*lb.*, fig. 24). Il y a là, en somme, une anomalie dans le fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse, un peu semblable à celle que l'on observe chez les Bignoniacées; elle en diffère toutefois par les phénomènes ultérieurs. En effet, en suivant ce développement, on voit que le cambium commence à perdre son activité sur les bords du bois, et cette diminution dans le fonctionnement de cette partie de l'assise génératrice gagne de proche en proche, jusqu'au point le plus inférieur; la masse libérienne augmente donc toujours vers l'extérieur, mais en s'atténuant de plus en plus. En outre, pendant ce temps, les deux bords de la portion interrompue de l'assise ligneuse vont à la rencontre l'un de l'aut reau moyen des divisions qui se produisent dans les cellules du péricycle non épaissi (*pr. par.*, fig. 24); finalement, les deux bords se rejoignent de la sorte, l'assise libéro-ligneuse redevient continue et elle se met alors à produire du bois sur tout son pourtour et à sa partie interne. Par

suite, les îlots de liber ainsi constitués se trouvent rejetés au milieu de la masse ligneuse. Au bout d'un certain temps, l'anomalie se reproduit et on a une nouvelle formation d'îlots libériens.

En dehors de l'observation directe du développement, il est un autre caractère qui permettrait, presque à lui seul, d'affirmer que ces masses libériennes ont été formées à la partie externe et non à la partie interne. Si l'on examine un de ces îlots, on voit que les éléments sont disposés tout à fait irrégulièrement, sauf à la partie interne, où ils sont disposés en files radiales régulières (*c.*, fig. 24). Or on sait que les éléments formés par un cambium, soit bois, soit liber, sont toujours disposés en files radiales au contact du cambium ; ce n'est qu'en s'éloignant du point de formation qu'ils prennent une forme irrégulière et affectent une disposition quelconque. Dans ce liber, les éléments étant disposés en files radiales à la partie interne seulement, c'est bien là que se trouvait le cambium, et c'est à sa partie externe qu'il a été produit.

Je puis donc conclure que les *Strychnos* rentrent bien dans la loi générale, à savoir qu'un cambium ne donne toujours qu'une seule sorte de tissu, soit bois, soit liber, par une de ses faces. Ils ne font pas plus exception que les Chénopodiacées, dont nous avons parlé précédemment. Ici, comme chez ces dernières, l'anomalie est due simplement à un fonctionnement irrégulier de l'assise libéro-ligneuse, et non à la production de deux tissus différents par la même face de cette assise.

Acanthacées. — Certaines de ces tiges sont normales ; d'autres ont des faisceaux un peu particuliers dans la moelle ; quelques-unes présentent des particularités de structure bien singulières, provenant d'un fonctionnement irrégulier de l'assise libéro-ligneuse. Ces particularités avaient été signalées par M. Vesque (1) dans l'*Hexacentris coccinea* et le *Thunbergia grandiflora* ; d'après l'auteur, ces plantes présenteraient des

(1) Vesque, *Anatomie comparée de l'Écorce* (*Ann. des sc. nat., Bot.*, 6e série, t. II, 1875).

lames alternantes de bois et de liber, au sujet de la formation desquelles il donne une explication insuffisante.

En ce qui concerne l'*Hexacentris coccinea*, le cambium donnerait du liber à sa partie interne, puis une partie de ce liber se différencierait en bois. De sorte qu'on aurait seize lames rayonnant de l'écorce au bois et formées de couches alternantes de bois et de liber. Pour le *Thunbergia*, le cambium engendre du liber, puis, à l'extérieur, le tissu se différencie suivant une zone et devient du bois; mais le cambium situé au-dessous s'éteint, et il s'en développe un autre à la face externe du bois nouvellement formé et ainsi de suite. L'observation ne confirme pas cette interprétation.

Si l'on examine une coupe transversale d'une tige âgée d'*Hexacentris*, on remarque que la partie ligneuse est constituée par des faisceaux de vaisseaux ponctués à diamètre très large; ces faisceaux augmentent de largeur du centre à la périphérie et s'étalent en éventail (b^2, fig. 33). L'intervalle qui se trouve situé entre chacun de ces faisceaux est occupé par un tissu tout particulier, composé de couches alternantes de liber et de bois formé de cellules ligneuses (*blb.*, fig. 33). Par suite, en considérant cette structure dans son ensemble, on voit que le liber se présente en amas plus ou moins aplatis dans le sens tangentiel, et plongés au milieu de la masse ligneuse elle-même. Il est à remarquer que ces formations sont surtout développées en deux points diamétralement opposés (fig. 33). Sur les deux autres côtés de la tige, au contraire, le bois est à peu près normal et forme une zone de peu d'épaisseur autour de la moelle, ce qui rend la masse ligneuse ovale.

J'ai étudié très attentivement la formation de cette anomalie. Une tige jeune est presque carrée; son écorce est parenchymateuse, sauf dans la portion sous-épidermique, où il se forme du collenchyme; elle est terminée par un endoderme très net avec plissements sur les parois radiales (*ed.*, fig. 27). Le péricycle est formé de deux ou trois assises de cellules, mais il en renferme un plus grand nombre en face

des faisceaux primaires. Ceux-ci, au nombre de dix ou douze, sont assez éloignés les uns des autres, et disposés autour d'une moelle volumineuse, mais surtout en points diamétralement opposés (b^1, fig. 33). De très bonne heure, il se produit entre ces faisceaux un cambium intercalaire, bi-facial, qui donne du liber vers l'extérieur et du bois vers l'intérieur. Ce bois intercalaire ne présente jamais de vaisseaux; il est simplement constitué par des cellules ligneuses épaissies. On a donc, à ce moment-là, une zone ligneuse normale, ayant à peu près partout la même épaisseur; c'est à ce moment que commence la formation de l'anomalie. En effet, on remarque que les faisceaux primaires s'accroissent en direction radiale par opposition sur leur face externe de vaisseaux d'un très grand diamètre; par suite de l'épaisseur de ces nouvelles formations, il arrive qu'en tous ces points l'assise libéro-ligneuse est reportée assez loin vers l'extérieur et divisée en autant de fragments qu'il y avait de faisceaux primaires.

Les parties intermédiaires du méristème ne produisent que des fibres ligneuses de petite dimension; ici, l'activité réside surtout à la face externe du cambium, où la production de liber est assez considérable. Les portions de l'assise génératrice ainsi séparées et transportées vers l'extérieur ne tardent pas à se rejoindre et à former une nouvelle couche génératrice continue, grâce aux cloisonnements qui se produisent dans le péricycle ; cette nouvelle assise se met à fonctionner comme la précédente, et donne des gros vaisseaux en face des faisceaux primaires, des cellules ligneuses et du liber dans l'intervalle.

Par suite, au bout de quelque temps, le phénomène déjà décrit se reproduit; l'assise est de nouveau fragmentée; les fragments sont reportés plus extérieurement et se rejoignent toujours par l'intermédiaire du péricycle. Il est à remarquer que les faisceaux primaires se trouvant surtout en deux points opposés de la moelle, c'est surtout en ces deux points que l'anomalie se produit. Dans l'intervalle, le cambium fonctionne en produisant simplement du liber et du bois à petits éléments. Cependant, au bout d'un certain temps, les faisceaux

primaires, s'étalant en éventail, arrivent à prendre un certain développement sur les parties latérales, de sorte qu'alors l'anomalie s'établit sur tout le pourtour de la tige.

Dans une tige jeune de *Thunbergia alata*, les phénomènes sont à peu près ceux que je viens de décrire chez l'*Hexacentris coccinea;* seulement ici, les faisceaux primaires occupent les quatre coins de la tige (fig. 25) : dans l'intervalle, le cambium interfasciculaire ne produit que des cellules ligneuses et du liber. Or ces faisceaux primaires s'accroissent suivant deux directions absolument opposées l'une à l'autre (fig. 26). Le cambium produit de très gros vaisseaux et très peu de liber en face du bois primaire (b^2, fig. 27); dans l'intervalle, au contraire, il donne beaucoup de liber et du bois à éléments étroits. Il en résulte que l'assise libéro-ligneuse commence par s'incurver de chaque côté entre les deux masses vasculaires primaires (*c. if.*, fig. 27); puis, l'irrégularité de fonctionnement continuant, il y a rupture de chaque côté : l'assise génératrice présente donc seulement deux solutions de continuité; mais les deux extrémités du méristème se rejoignent, comme il a été dit pour l'*Hexacentris*, à travers le péricycle, et la continuité ne tarde pas à s'établir de nouveau. Le phénomène continuant, la tige a une tendance à s'épaissir dans deux directions différentes, et elle s'aplatit en effet de bonne heure.

En résumé, dans l'*Hexacentris coccinea* et dans le *Thunbergia alata*, les choses se passent de la même manière. L'anomalie y provient de ce que l'assise génératrice donne en face de chacun des faisceaux primaires, du bois à très gros éléments par sa face interne, du liber en très petite quantité par sa face externe, tandis que cette même assise donne, dans l'intervalle des faisceaux primaires, très peu de bois à sa face interne, beaucoup de liber avec grands vaisseaux grillagés à sa face externe. C'est justement le contraire qui a lieu en ces points différents. Il en résulte tout naturellement que l'assise génératrice se trouve en certains points repoussée au dehors, pendant que dans les points intermédiaires elle est, pour ainsi dire, repoussée vers la partie interne. Par suite, division en

fragments, puis réunion des fragments les plus extérieurs par des cloisonnements du péricycle et nouvelle assise génératrice continue. Après quoi, les mêmes phénomènes recommencent et reproduisent l'anomalie jusqu'à la fin de la période végétative.

RÉSUMÉ.

Les faisceaux libéro-ligneux ont parfois un fonctionnement irrégulier.

Quelques Aristolochiées, Légumineuses et Acanthacées, beaucoup de Bignoniacées et de Sapindacées, doivent à cette irrégularité de fonctionnement des caractères très particuliers observés depuis longtemps. Ce sont : 1° des arrêts locaux de développement de bois et du liber (*Aristolochia Clematitis*, etc.); 2° un développement inégal du bois et du liber (*Bauhinia speciosa*, *Cassia quinquangulata*, Bignoniacées, Strychnées). On comprend que la tige puisse prendre les aspects les plus variés, suivant que le bois ou le liber exagérera sa production, ou que l'un ou l'autre de ces tissus se développera inégalement en quelques points. Ces altérations du type primitif de structure sont ici encore indépendantes du port de la plante.

IV. — Anomalies de la moelle.

Cette région de la tige est le siège d'un certain nombre d'anomalies, de diverse nature, qui peuvent cependant être ramenées à peu près au même type, comme nous le verrons plus loin; elles consistent surtout dans la présence de faisceaux disséminés au milieu du parenchyme médullaire. Ces faisceaux peuvent être simplement libériens ou bien libéro-ligneux; ils se présentent soit isolés, mais plus ou moins concentriquement placés, soit au contraire réunis en un véritable cercle formé de bois et de liber. Je passerai successivement en revue les familles qui présentent ces anomalies. Je résumerai ensuite les données qui m'auront été fournies par les ob-

servations que j'ai faites sur la question et par les recherches de mes devanciers. Il y aura lieu de séparer les familles dont la moelle ne possède que des faisceaux libériens de celles où elle renferme des faisceaux libéro-ligneux, bien qu'il y ait des exemples que l'on puisse considérer comme des termes de passage d'une formation à l'autre.

Mais, avant d'aborder ces anomalies, disons rapidement quelques mots de la région qui va nous occuper. La moelle est le tissu conjonctif qui remplit le centre de la tige à l'intérieur des faisceaux libéro-ligneux ou de la zone ligneuse, suivant les cas. C'est un parenchyme d'origine primaire, qui augmente en général assez peu, relativement aux autres parties de la tige : du reste, cet accroissement de volume se fait très simplement, et au moyen d'un certain nombre de cloisons radiales, qui se produisent çà et là dans les cellules du parenchyme médullaire. On peut donc dire qu'il n'y a pas dans la plupart des cas de moelle secondaire. Cependant il arrive, notamment dans l'*Artemisia vulgaris* et dans quelques autres plantes du même groupe où la moelle est très volumineuse par rapport aux autres parties, qu'on observe dans la moelle deux régions bien tranchées : une partie interne, formée de cellules arrondies avec méats, c'est la moelle primitive (m^1, fig. 34) ; et une partie périphérique, très considérable, formée par des cellules très allongées dans le sens radial et en voie de division très active et simultanée (m^2, fig. 34). Toutes les cellules ou à peu près présentent deux ou trois cloisons tangentielles, de sorte qu'elles s'allongent toutes dans le sens radial. Ce tissu secondaire se produit au moment où le cylindre central s'élargit par suite de la formation d'un grand nombre de faisceaux secondaires produits par le cambium interfasciculaire. Dans la plupart des cas semblables, le parenchyme médullaire, ne pouvant suivre l'accroissement dont il est question, se trouve étiré dans tous les sens et se déchire alors dans la partie médiane, qui présente une lacune plus ou moins volumineuse. Ce déchirement ne se produit pas dans l'*Artemisia*, grâce à la formation spéciale de ce parenchyme particulier, auquel on

peut bien, je crois, donner le nom de *moelle secondaire;* le fait m'a paru assez intéressant et assez nouveau pour mériter d'être signalé en passant.

§ 1er. — Faisceaux libériens médullaires.

Le liber que l'on rencontre chez certaines familles, dans la moelle de la tige, a été déjà étudié par divers auteurs; mais la plupart se sont contentés d'en signaler la présence dans cette région, sans se préoccuper davantage de son origine. J'ai cru intéressant de reprendre cette étude en insistant particulièrement sur ce point. Quelques mots d'historique suffiront pour en montrer l'intérêt.

On crut pendant longtemps que le liber pouvait être caractérisé par sa position aussi bien que par ses caractères histologiques. Mais, lorsque ce tissu commença à être bien connu, on en constata la présence à la partie interne des faisceaux vasculaires. Ce fut Hartig (1) qui observa le premier du liber interne dans une Cucurbitacée; après lui, Hugo Mohl (2) le signala chez les Cucurbitacées et les Asclépiadées; enfin, Hanstein (3) le reconnut dans les Apocynées, les Asclépiadées, les Solanées et les Chicoracées. Schreiber (4) le signale dans la famille des Lythrariées, et Russow (5) dans un grand nombre de familles très diverses. M. Vesque (6) continua cette étude à propos du liber de l'écorce; il fit ressortir ce point important que le liber interne a toujours la même structure que le liber externe, et que le premier renferme toujours des

(1) Hartig, *Ueber die Querscheidewände der einzelnen Gliedern der Siebröhren in* Cucurbita Pepo (*Bot. Zeit.*, 1854, p. 51).

(2) H. Mohl, *Einige Andeutungen über den Bau des Bastes* (*Bot. Zeit.*, 1855).

(3) Hanstein, *Die Milchsaftgefässe und die verwandten Organe der Rinde*, 1864.

(4) Schreiber, *Bot. Zeit.*, 1865, p. 371.

(5) Russow, *Betrachtungen über das Leitbündel and Grundgewebe*, 1875, p. 27.

(6) *Loc. cit.*

fibres si le second en contient aussi. Nous reviendrons en son temps sur cette idée, posée par l'auteur comme loi générale. Jusque-là, l'idée d'un mot nouveau n'était venue à personne; mais M. de Bary crut qu'il était nécessaire de distinguer les tiges pourvues de liber médullaire de celles qui ne l'étaient pas, et, considérant que ce liber faisait partie intégrante du faisceau au même titre que le liber externe, il proposa de désigner les faisceaux à double liber, sous le nom de faisceaux bicollatéraux. Pour que cette expression soit justifiée, pour qu'elle ait sa raison d'être, il faut, ce nous semble, qu'il soit bien prouvé et bien établi que le liber de la moelle est bien partie intégrante du faisceau, qu'il apparaît en même temps que lui, qu'il se différencie aux dépens du même méristème procambial, et qu'il suit le développement du faisceau lui-même. Mais, s'il est prouvé que, dans certains cas au moins, le liber médullaire n'apparaît pas en même temps que les autres parties du faisceau, s'il est démontré qu'il n'est pas issu du même méristème et qu'il ne suit pas le développement du faisceau auquel il est censé appartenir, je crois que l'on ne doit pas hésiter à repousser l'expression de faisceaux bicollatéraux comme inexacte et ne répondant nullement à l'idée qu'elle pourrait donner de la constitution même de ces faisceaux. Or nous verrons par ce qui va suivre que, si certains faisceaux sont dans le premier cas, d'autres, et c'est le plus grand nombre, s'éloignent de ce type par leur structure et par leur développement. Le travail le plus récent sur le liber interne est de M. Petersen (1); l'auteur a cru devoir conserver l'expression de M. de Bary, mais il s'éloigne de ceux qui l'avaient précédé en faisant suivre son étude anatomique de quelques observations, malheureusement, trop peu nombreuses, sur le développement.

Enfin, dans un travail encore plus récent, mais où il n'est

(1) Petersen, *Ueber das Auftreten biccolateraler Gefässbündel, etc.* (*Engler's Jahresbericht*, 1882).

parlé qu'indirectement du liber interne, M. Weiss (1) considère les faisceaux libériens médullaires comme des traces foliaires, puisqu'ils existent déjà dans le pétiole. Il est bien plus simple, ce me semble, d'admettre que le liber interne de la tige est passé dans la feuille, au même titre que les faisceaux libéro-ligneux, au même titre aussi que l'endoderme, le péricycle et l'appareil sécréteur lui-même, lorsqu'il existe dans le système axial. Il n'est venu, je crois, à l'idée de personne de dire que l'appareil sécréteur existait tout d'abord dans la feuille et que, de là, il était passé dans la tige : c'est tout le contraire qui est admis d'une façon à peu près générale.

J'ai étudié le liber interne dans toutes les familles où on l'a observé jusqu'ici ; je me suis surtout attaché au développement et cette étude me contraint de rejeter l'expression de M. de Bary, qui ne me paraît guère devoir être conservée que pour une seule famille, celle des Cucurbitacées.

Dans les Cucurbitacées, la tige présente une structure assez homogène. Les faisceaux, en nombre variable, quoique toujours peu nombreux, sont généralement disposés sur deux rangs, ceux du cercle intérieur étant toujours beaucoup plus volumineux que ceux du cercle extérieur ; parfois ils sont en même nombre dans les deux cercles, parfois en nombre différent. Enfin, dans l'*Ecballium Elaterium*, les faisceaux sont relativement assez nombreux et disposés en un seul cercle autour de la moelle ; malgré cela, on observe encore des faisceaux de dimensions très variables.

Chacun de ces faisceaux est pourvu d'un double liber, avec cette particularité que le liber interne n'est jamais séparé du bois par du tissu conjonctif et qu'il est immédiatement en contact avec les trachées du faisceau ; nous verrons que ce liber est aussi primaire que les trachées ellesmêmes et qu'il appartient au faisceau au même titre que celles-ci. Ce liber interne est susceptible de s'accroître pendant un temps assez long, ce qui a pour effet, dans les tiges

(1) *Loc. cit.*

fistuleuses, de réduire les dimensions de la lacune centrale.

M. Vesque (1) a même observé que dans la *Bryonia dioica* la tige ne devenait jamais fistuleuse, parce que le liber interne s'accroissait jusqu'à prendre complètement la place de la moelle résorbée.

Si l'on suit le développement et la différenciation de ces faisceaux dans des tiges très jeunes, on les voit tout d'abord apparaître sous forme d'îlots de méristème volumineux isolés les uns des autres. Au moment où chacun de ces méristèmes partiels se différencie pour donner naissance aux divers éléments constitutifs du faisceau, on voit très nettement que la partie centrale donne naissance aux éléments du bois (*b'*, fig. 36), tandis que les portions interne et externe se différencient en vaisseaux grillagés et en parenchyme libérien (*lb.*, *lbm.*, fig. 36). Ici donc, les deux libers et le bois procèdent bien de la différenciation du même méristème et tous ces éléments font partie du faisceau au même titre; ce sont bien là, en réalité, des faisceaux bicollatéraux. Cette disposition toute particulière constitue un élément fondamental de la structure des Cucurbitacées. Je rappellerai seulement qu'un autre caractère général des plantes de cette famille est d'avoir un péricycle extrêmement volumineux, en majeure partie parenchymateux, mais constituant toujours au-dessous de l'endoderme une gaine scléreuse formée de trois ou quatre assises de cellules. Voilà pour les traits généraux. Examinons quelques détails : d'une façon générale, il n'y a pas de cambium interfasciculaire; cependant dans l'*Ecballium Elaterium*, par exemple, on voit bien se produire des cloisonnements dans les cellules du tissu conjonctif qui avoisinent de chaque côté le cambium intrafasciculaire, et, lorsque le phénomène se produit entre deux faisceaux rapprochés, ces deux méristèmes partiels se rejoignent et on a un véritable cambium interfasciculaire qui ne donne jamais autre chose que du tissu conjonctif. Pourtant, dans une tige de *Lagenaria*, j'ai pu observer la

(1) *Loc. cit.*, p. 60.

formation d'une couche génératrice entre deux faisceaux, l'un du cercle externe, l'autre du cercle interne; cette assise produit alors, non plus seulement du tissu conjonctif, mais aussi de petits faisceaux libéro-ligneux intercalaires. Par suite, dans cette espèce, le nombre primitif des faisceaux augmente, tandis que dans la règle, ce nombre reste invariable.

J'ai étudié d'une façon spéciale une plante de cette famille, qui est très intéressante à bien des points de vue. Je veux parler du *Zanonia sarcophylla* (1). La structure de cette plante a été précédemment décrite par M. Petersen, mais incomplètement et d'une façon parfois inexacte. Une tige jeune est à peu près carrée et renferme huit faisceaux sur deux rangs (fig. 28); quatre grands faisceaux intérieurs (*fi.*), quatre plus petits extérieurs, situés aux quatre angles de la tige (*fe.*); à l'intérieur de ceux-ci et entre les quatre grands faisceaux, se trouvent disposés deux par deux, huit groupes de cellules pierreuses, très épaisses; la disposition de ces groupes de cellules pierreuses n'est pas aussi régulière que veut bien le dire M. Petersen; souvent entre les faisceaux il n'y a qu'un seul groupe de ces cellules; parfois il y en a, au contraire, trois. En outre, je ferai remarquer que ces formations n'apparaissent que dans les tiges d'un certain âge, et qu'elles font défaut dans les tiges jeunes. Mais la particularité la plus grande que présente cette plante réside dans la structure même des faisceaux vasculaires. En effet, ces faisceaux, à l'encontre de ceux de toutes les autres Cucurbitacées, manquent de ce liber interne que nous avons vu être un caractère général des plantes de la famille; on a simplement des faisceaux collatéraux (*b*, fig. 36).

Si l'on examine une tige un peu plus âgée, on voit se produire des phénomènes nouveaux que M. Petersen ne signale pas. Il se forme en effet un cambium interfasciculaire, qui passe dans le péricycle (*c. if.*, fig. 29 et 30) et qui réunit ainsi, en

(1) Wallich, *Plantæ asiaticæ rariores*, vol. II, 1831.

décrivant une courbe sinueuse, les faisceaux du rang interne avec ceux du rang externe. Par suite, ces faisceaux ne tardent pas à se disposer sur un seul cercle et à prendre tous à peu près les mêmes dimensions. On a dès lors une tige cylindrique renfermant un cercle de huit faisceaux (*fe.*, *fi.*, fig. 31), séparés par de larges rayons médullaires, avec cette particularité que les quatre faisceaux primitivement internes sont plus rapprochés du centre que les autres. En outre, le nombre des îlots de cellules pierreuses a considérablement augmenté et on les rencontre disséminés dans l'écorce et dans les rayons médullaires. En résumé, la structure de cette espèce est bien singulière; il m'a paru nécessaire d'y insister et de retenir surtout l'absence du liber interne dans la constitution des faisceaux.

Dans les Solanées, comme dans toutes les familles que nous étudierons dans la suite, nous verrons que le liber a une signification bien différente de celui des Cucurbitacées. Dans toutes les plantes de cette famille le liber se présente avec les mêmes caractères, c'est-à-dire sous forme d'îlots plus ou moins volumineux (*lbm.*, fig. 35), à éléments disposés sans ordre et toujours séparés du bois primaire par du tissu conjonctif appartenant à la moelle. La plupart du temps ces amas de liber sont entourés de fibres plus ou moins épaissies. Ce liber fait défaut dans les tiges très jeunes, comme j'ai pu l'observer dans l'*Atropa Belladona;* il ne prend donc pas naissance aux dépens du méristème primitif, mais il se forme simplement par des cloisonnements dont certaines cellules de la moelle sont le siège.

Dans une tige de *Datura Stramonium* très jeune, on voit quatre faisceaux libéro-ligneux collatéraux (*b'*, fig. 37); au centre de la tige un seul amas libérien (*lbm.*, fig. 37). Un peu plus tard le nombre des faisceaux est toujours le même, mais celui des îlots de liber est supérieur, puisqu'on en observe jusqu'à six et sept (*lbm.*, fig. 38). Certains de ces faisceaux se trouvent bien en face des trachées du bois, mais ils en sont toujours séparés par du tissu conjonctif;

d'autres îlots libériens sont entre les faisceaux vasculaires.

Ces deux exemples suffiraient, je crois, pour prouver clairement que dans les Solanées le liber interne ne fait nullement partie des faisceaux libéro-ligneux. Je veux pourtant en ajouter d'autres. Dans le *Solanum tuberosum*, par exemple, les faisceaux primaires, assez éloignés les uns des autres, sont bientôt réunis par un cambium interfasciculaire. Avant le fonctionnement de ce cambium, c'est-à-dire avant que le moindre élément de bois ou de liber ait été produit par lui, on voit en face dans la moelle un certain nombre d'îlots libériens, séparés de ce cambium par un assez grand nombre d'assises de cellules. Ce liber sera donc bien indépendant des faisceaux qui vont se former par suite de l'activité du cambium interfasciculaire. Un dernier exemple probant nous sera fourni non pas par la tige, mais par le pétiole du *Nicotiana Tabacum*. Dans ce pétiole, en effet, les faisceaux forment un arc largement ouvert; chacun de ces faisceaux est constitué par des éléments ligneux, disposés en une seule file radiale, et séparés les uns des autres par des rayons médullaires formés aussi d'une seule rangée de cellules. Le liber externe est disposé lui-même en une seule série au dos des éléments ligneux; si le liber interne faisait partie intégrante du faisceau, il devrait se présenter de la même manière. Il n'en est rien pourtant; le liber interne se présente encore sous la forme de petits îlots, disposés sans ordre à l'intérieur de la concavité formée par l'arc vasculaire, et toujours séparés de lui par des cellules du tissu conjonctif.

Parfois le tissu conjonctif, situé entre le liber interne et le bois, se cloisonne en partie; une sorte de méristème, qui ne produit jamais autre chose que du liber, s'y constitue. En raison même de cette particularité, M. Vesque (1) a cru devoir lui donner le nom de « faux cambium ». Pour moi, je ne vois dans ce phénomène qu'une particularité de production du liber; en effet, les cellules de la moelle s'entaillent comme

(1) *Loc. cit.*

elles le font toujours, avec cette différence qu'ici les cloisons, au lieu de se faire dans toutes les directions, se constituent parallèlement les unes aux autres, et dans une direction tangentielle par rapport au centre de la tige. Le phénomène s'observe très bien dans les *Solanum Dulcamara*, *S. bonariense* et *Lycium barbarum;* le *L. chinense* ne le présente pas. D'après M. Vesque, il n'y aurait pas de tissu conjonctif séparateur dans le *Petunia violacea* et le *Fabiana verticillata*.

Dans les Cestrinées et les Nolanées, familles d'ailleurs très voisines des Solanées, on observe les mêmes phénomènes et les mêmes particularités.

Dans les Apocynées et Asclépiadées, le liber interne se comporte comme dans les Solanées, et j'ai pu là aussi trouver de nouvelles preuves de l'indépendance absolue du liber interne. Ainsi dans une tige jeune de *Nerium Oleander*, on peut apercevoir certains points où les vaisseaux sont encore à l'état procambial et se présentent sous l'aspect de cordons radiaux; le liber externe est immédiatement en contact avec ces vaisseaux encore à l'état procambial, tandis que le liber interne en est très éloigné et se présente en paquets isolés.

J'ai encore étudié le liber interne dans toutes les familles où on l'avait déjà signalé; mais je ne puis, pour chacune d'elles, m'étendre aussi longuement que je l'ai fait pour les Solanées. Qu'il me suffise de dire que partout ce liber interne se présente toujours avec les mêmes caractères, au moins en ce qui concerne les traits généraux; on n'observe des différences de détail que dans sa disposition et dans son développement.

Ainsi dans les Myrtacées, le liber interne est assez particulier comme structure. Autour de chaque paquet de liber, les cellules de la moelle s'allongent, se sclérifient et deviennent alors semblables à celles du péricycle.

Relativement au développement, il peut se faire que le liber médullaire apparaisse en même temps que le liber externe, comme par exemple dans les Œnothéracées; mais il prend toujours naissance en dehors du méristème aux dépens duquel se différencient les faisceaux libéro-ligneux. D'autres fois il

apparaît un peu plus tard comme dans les Convolvulacées; l'*Ipomœa cordigera* jeune n'a pas de liber interne (*m*, fig. 40). Enfin, dans les Basellacées, il apparaît à une époque assez tardive du développement, et presque vers la fin de la période végétative, ainsi que cela résulte des observations de M. Morot (1); aussi avait-on cru jusque-là que les plantes de ce groupe ne possédaient pas de liber dans la moelle.

Le milieu aquatique paraît avoir une certaine influence sur le développement du liber dans la moelle, et en arrêter ou en supprimer même complètement la formation. Ainsi, dans les Gentianées, qui ont du liber bien développé dans la moelle, le *Villarsia nymphoides* et le *Menyanthes trifoliata* en sont dépourvus; il y aurait simplement ce que M. Vesque a cru devoir appeler un parenchyme séveux.

D'un autre côté, l'*Hippuris vulgaris* et le *Myriophillum verticillatum*, plantes très voisines de la famille des Onagrariées, n'ont pas non plus de liber médullaire.

Le liber que l'on rencontre dans la moelle de certaines espèces de Composées liguliflores, mérite une mention toute spéciale. On voit, en effet, une grande cellule de la moelle se cloisonner pour donner naissance à un faisceau de tubes criblés bordés de cellules plus larges; c'est un faisceau secondaire libérien dans lequel on observe un réseau laticifère. D'une façon à peu près générale, ces faisceaux se produisent en face des faisceaux primaires, mais il ne s'en forme pourtant pas vis-à-vis de tous les faisceaux vasculaires. Quoi qu'il en soit, ils sont toujours séparés d'eux par du tissu conjonctif médullaire qui, dans bien des cas, est sclérifié. Au bout d'un certain temps, les cellules qui bordent ce liber interne se cloisonnent, soit sur tout le pourtour, soit seulement sur la face externe. Il se fait, de la sorte, un méristème secondaire qui devient le centre d'un faisceau libéro-ligneux qui pourra être collatéral ou concentrique, suivant les cas.

(1) L. Morot, *Note sur l'anatomie des Basellacées* (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, t. XXXI, p. 104).

En résumé, il résulte de cette étude du liber médullaire, que dans la plupart des cas sa formation est absolument indépendante de celle du faisceau libéro-ligneux. Une seule famille nous a montré des faisceaux bicollatéraux au sens propre du mot : c'est celle des Cucurbitacées, dans laquelle le liber interne se différencie aux dépens du même méristème qui donne naissance aux autres éléments du faisceau. Dans toutes les autres familles que nous avons examinées, le liber médullaire n'entre pour rien dans la constitution du faisceau. Dans la plupart des cas, en effet, son apparition est postérieure à celle du bois et du liber externe; en outre, il prend naissance aux dépens des cellules mêmes de la moelle et non dans un méristème primitif : aussi n'est-il jamais disposé en files radiales, mais bien dans toutes les directions.

Enfin il est toujours séparé des trachées des faisceaux par du tissu conjonctif ordinaire; cette séparation est extrêmement nette dans la tribu des Chicoracées, où ce tissu conjonctif est précisément sclérifié. L'expression de faisceaux bicollatéraux ne s'applique donc pas ici; elle est défectueuse et impropre et ne peut plus être conservée que pour désigner les faisceaux tout particuliers des Cucurbitacées, faisceaux si particuliers qu'on ne les retrouve nulle part ailleurs. Je propose donc de désigner d'une façon générale le liber interne sous le nom de liber médullaire, pour rappeler ainsi son origine exacte.

M. Vesque (1) avait aussi émis l'idée que les deux libers, interne et externe, avaient absolument la même structure; suivant que le liber externe renfermait ou ne renfermait pas de fibres, on devait avoir un liber interne avec ou sans fibres. Or cette loi, donnée par M. Vesque comme générale, a certainement perdu beaucoup de sa valeur depuis que l'on sait que la plupart des fibres dites libériennes ne sont autre chose que des fibres péricycliques. Dès lors, il serait facile de citer un grand nombre d'exemples dans lesquels le liber normal n'a pas de fibres, tandis qu'on en observe dans celui de la moelle. La

(1) *Loc. cit.*

plupart des Solanées et des Gentianées sont dans ce cas. Mais, même en revenant à l'époque où M. Vesque entreprit ses recherches, et en admettant comme libériennes les fibres péricycliques, il n'est pas possible d'admettre la généralité du phénomène. Ainsi, les Convolvulacées, les Apocynées et les Asclépiadées n'ont généralement pas de fibres dans la moelle, elles en ont au péricycle. Donc, le liber médullaire n'a aucune relation de structure avec le liber normal des faisceaux; il en est complètement indépendant, tant au point de vue de sa structure que de son origine et de son développement.

§ 2. — Faisceaux libéro-ligneux médullaires.

Nous venons de voir, dans le chapitre précédent, que la moelle pouvait renfermer des faisceaux exclusivement libériens; elle renferme aussi, dans bien des cas, des faisceaux libéro-ligneux. Les Composées liguliflores peuvent être considérées comme un terme de passage entre les deux groupes, puisque dans bien des cas des éléments ligneux viennent se surajouter aux éléments libériens; mais à ce point de vue la famille la plus intéressante est celle des Mélastomacées, dans laquelle la moelle de la tige contient le plus souvent à la fois des faisceaux libériens et des faisceaux libéro-ligneux; aussi l'étudierons-nous en premier lieu. Je n'ai pas l'intention de passer en revue toutes les familles où l'on rencontre de ces faisceaux libéro-ligneux; cela serait trop long et parfois inutile, soit parce que les choses se présentent avec une grande simplicité, soit parce que ces formations ont déjà été étudiées très attentivement, comme c'est le cas pour les Ombellifères (1). Je m'en tiendrai donc à l'examen des familles qui présentent des particularités intéressantes et chez lesquelles se trouvent encore des points controversés ou discutés. Nous

(1) L. Courchet, *Étude anatomique sur les Ombellifères et sur les principales anomalies que présentent leurs organes végétatifs* (*Ann. Sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XVII, p. 107).

passerons donc successivement en revue les Mélastomacées, les Bignoniacées (*Tecoma radicans*), les Polygonées, les Acanthacées (gen. *Acanthus*) et les Campanulacées.

Mélastomacées. — J'ai déjà parlé des Mélastomacées à propos des faisceaux corticaux. Je suis obligé de revenir sur cette famille pour dire quelques mots au sujet des anomalies que l'on peut observer dans la moelle et que l'on rencontre dans la plupart des espèces, quoique à des degrés très divers. Il n'en est pas de même pour l'anomalie de l'écorce : nous avons vu que bien des espèces manquaient de faisceaux corticaux.

La première note sur l'apparition des faisceaux vasculaires des Mélastomacées est due à Crüger (1); M. Sanio (2) dit quelques mots des faisceaux médullaires de l'*Heterocentrum roseum;* il remarque que dans ces faisceaux le bois occupe le centre et est entouré par du liber. M. Vochting (3) publia un travail plus important sur la question : il a observé vingt espèces des divers genres de la famille et a vu que toutes ces plantes présentaient du liber dans la moelle, en face des faisceaux vasculaires. En outre, plus intérieurement, vers le centre, se trouvaient des faisceaux libéro-ligneux en nombre très variable. Quant au parcours, il considère que ces faisceaux sont indépendants et ne vont pas dans la feuille. M. Petersen (4) et M. de Bary (5) résument simplement le travail de M. Vochting. Enfin, M. Weiss (6) a repris la question et combattu les conclusions de M. Vochting. Pour lui, les faisceaux médullaires ne sont nullement indépendants, et sont bien en réalité des traces foliaires; il considère aussi que l'analogie est complète avec ce que nous verrons plus loin dans le *Tecoma radicans*, les

(1) *Loc. cit.* (*Bot. Zeit.*, 1850, p. 178).
(2) *Bot. Zeit.*, 1865, p. 179.
(3) Vochting, *Der Bau und die Entwickelung der Stammes der Melastomaceen* (*Hanstein's botanische Abhandlungen*, Bd III, Heft. I, Bonn., 1875).
(4) *Loc. cit.*, p. 375.
(5) De Bary, *Vergleich. Anat.*, p. 268.
(6) Weiss, *Sitzungsbericht der botanisches Vereines in München*, 9 mai 1883, et *loc. cit.*

Acanthacées et les Campanulacées. Enfin, d'après lui, les faisceaux vasculaires médullaires ne sont nullement concentriques, comme le prétend M. de Bary, et il donne à l'appui de cette idée certaines raisons que nous discuterons plus loin.

Si l'on examine une coupe transversale du *Centradenia grandiflora*, on remarque immédiatement que toute la région médullaire est occupée par un grand nombre d'îlots libériens (*flb.*, fig. 41). Certains de ces îlots de liber se trouvent placés immédiatement à l'extrémité d'un certain nombre de faisceaux libéro-ligneux, sans qu'ils en soient même séparés par quelques cellules de tissu conjonctif; à côté de ces faisceaux, il y en a d'autres qui ont simplement du tissu conjonctif à leur pointe. Les autres îlots que l'on observe dans la moelle ne sont pas tous de même nature; les plus rapprochés du centre renferment certains éléments ligneux; ceux-ci diminuent au fur et à mesure que l'on s'avance vers la périphérie, où l'on trouve alors des îlots de liber sans bois, semblables en tout à ceux qui sont disposés à la pointe des faisceaux. Les faisceaux du centre qui renferment du bois ont toujours leurs éléments ligneux disposés soit au centre même du faisceau, soit un peu latéralement (*flb.*, fig. 41), mais jamais absolument à la périphérie; même lorsqu'ils occupent une position excentrique, ils sont toujours séparés de la moelle par quelques éléments libériens. Les éléments qui constituent le bois de ces faisceaux sont en assez petite quantité et ne comprennent, d'une façon générale, que des trachées (*b*, fig. 41). Les faisceaux les plus simples renferment une seule trachée au centre. Entre le bois et le liber, on observe bien toujours une ou deux cellules en voie de cloisonnement formant de la sorte une petite assise de tissu générateur dont M. Weiss (1) nie l'existence. Si l'on étudie le développement de tous ces faisceaux, on constate très nettement qu'ils ont tous absolument la même origine. On voit, en effet, des cellules de la moelle, plus ou moins allongées en files longitu-

(1) *Loc. cit.*

dinales, s'entailler et se cloisonner en un méristème qui se différencie suivant les cas, soit en liber simplement, soit en un anneau de liber enveloppant un noyau ligneux, c'est-à-dire en un véritable faisceau concentrique. Ce mode de développement montre donc clairement que le liber situé à la pointe des faisceaux n'est autre chose qu'une manifestation nouvelle de la différenciation qui a produit les autres faisceaux. Par suite, bien que ce liber semble faire partie des faisceaux, je ne crois pas qu'on puisse qualifier ceux-ci de bicollatéraux.

Dans le *Melastoma rosea*, on observe encore du liber à la pointe de certains faisceaux, et un certain nombre d'îlots libériens placés vers le centre de la moelle, mais ne renfermant pas d'éléments ligneux.

Dans le *Medinilla farinosa*, les îlots libériens périphériques sont très rapprochés les uns des autres et forment un cercle à peu près complet; en outre, ici, ils n'ont aucune relation avec les trachées des faisceaux normaux et sont séparés d'eux par une ou deux assises de cellules de tissu conjonctif. Au centre de la moelle, un seul faisceau avec trois ou quatre trachées au centre.

Dans le *Centradenia floribunda*, liber à la périphérie et faisceau central unique comme dans l'espèce précédente, mais celui-ci ne renferme pas traces d'éléments ligneux.

Enfin dans le *C. rosea* et le *C. atro purpurea*, il y a un liber périphérique, mais pas de faisceaux, ni concentriques, ni simplement libériens au centre. On voit, par les exemples qui précèdent, que les plantes de cette famille présentent des dégradations et des simplifications successives; le *Centradenia grandiflora* est l'espèce qui présente la complication la plus grande, puisqu'on trouve réunis en elle tous les types de disposition que nous avons examinés.

Ces faisceaux médullaires sont-ils des traces foliaires, comme le croit M. Weiss, ou bien sont-ils indépendants, comme le veut M. Vochting? Je crois à leur indépendance, en premier lieu, parce qu'ils n'ont pas la structure des faisceaux foliaires qui renferment beaucoup plus d'éléments ligneux, et

en second lieu, parce que la moelle peut simplement renfermer des faisceaux libériens; aussi, pour soutenir son opinion, M. Weiss est-il obligé d'admettre que le liber des faisceaux foliaires passe seul dans la moelle en entraînant, la plupart du temps, avec lui, quelques trachées en nombre variable, ce qui paraît assez compliqué.

Quant à la nature même de ces faisceaux libéro-ligneux, je crois avec M. de Bary que ce sont bien des faisceaux concentriques. M. Weiss s'appuie, pour nier ce fait, sur deux raisons de peu de valeur. En premier lieu, dit-il, les vaisseaux ne sont pas toujours placés au centre du faisceau, mais le plus souvent, au contraire, à la périphérie. J'ai déjà fait remarquer que les vaisseaux, même excentriques, ne sont jamais absolument périphériques, mais qu'ils sont toujours entourés par du liber. En second lieu, dit M. Weiss, il n'y a pas de cambium entre le bois et le liber; donc ce ne sont pas des faisceaux concentriques. A ce sujet, j'ai déjà dit ce qu'il en est de l'assise génératrice, peu développée d'ailleurs, qui se trouve souvent autour des éléments ligneux. De plus, on peut se demander en quoi l'absence d'un cambium pourrait empêcher qu'un faisceau fût concentrique. Il est certain d'ailleurs que M. Weiss défend cette opinion, un peu pour les besoins de la cause, car les faisceaux des Mélastomacées fournissent une infirmation de la loi qu'il énonce à la fin de son travail, à savoir que les faisceaux concentriques de la moelle ont toujours le liber au centre et le bois à la périphérie, tandis que le contraire a lieu pour les faisceaux concentriques corticaux.

Tecoma radicans. — Nous avons déjà signalé en quelques mots l'anomalie générale des Bignoniacées grimpantes : le *Tecoma radicans* présente une anomalie de structure toute différente.

M. Bureau (1) n'avait pas aperçu l'anomalie que présente cette espèce; il reconnut seulement que sa structure différait

(1) *Loc. cit.*

quelque peu de celle des autres Bignoniacées qui possédaient une structure normale.

C'est à M. Sanio (1) que nous devons la première observation sur la présence dans la moelle d'un cercle libéro-ligneux orienté inversement; il est vrai qu'il en donne une origine quelque peu erronée. Mais un peu plus tard (2), il revient sur sa première opinion; il admet alors que les faisceaux vasculaires possèdent du côté de la moelle un faisceau de cellules minces faisant partie de chacun de ces faisceaux. Ces cellules se transforment ensuite en liber, et plus tard il se forme du bois entre ces éléments libériens et les trachées primaires.

M. Vesque (3) cite simplement les données de M. Sanio et se contente de faire observer que l'on ne peut confondre cette véritable couche de cambium du *Tecoma radicans* avec son « faux cambium » qu'il signale particulièrement dans les Solanées. MM. de Bary (4) et Van Tieghem (5) relatent simplement les observations de M. Sanio et admettent avec lui la présence de faisceaux bicollatéraux. J'ai déjà dit ce qu'il fallait penser de cette expression. Je dois pourtant faire observer que, si, dans le cas particulier, le liber interne fait réellement partie des faisceaux, le *Tecoma radicans* nous offrira un exemple bien rare de faisceaux vasculaires, comprenant un double cambium, un double liber, l'un interne et l'autre externe, et une seule masse ligneuse.

M. Weiss (6) a étudié la structure du *Tecoma radicans* au point de vue de la relation que ces formations médullaires pouvaient présenter avec les faisceaux foliaires. Pour lui, ces

(1) Sanio, *Notiz über Verdickung des Holzkorpers an der Markseite bei* Tecoma radicans (*Bot. Zeit.*, 1864, p. 61).

(2) Sanio, *Ueber endogene Gefässbündelbildung* (*Bot. Zeit.*, 1864, p. 228).

(3) *Loc. cit.*

(4) *Loc. cit.*

(5) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 797.

(6) J.-E. Weiss, *Ueber das Verhältniss der marckstandigen Gefässbündelsystem einiger Dicotylen zu den Blattspuren* (*Sitzber. d. Bot. Ver. München*, 1882; *Flora*, 1883). — *Das marckstandige Gefässbündelsystem*, etc., p. 43 (*Bot. Centralblatt.*, t. XV, p. 280).

faisceaux médullaires ne sont autre chose que des traces foliaires; nous verrons plus loin ce qu'il en est de cette idée; quoi qu'il en soit, étudions attentivement le développement de cette anomalie.

Si l'on fait une coupe transversale dans une portion de tige très jeune, on observera que tout est encore parfaitement normal. Les faisceaux, formés seulement du liber externe et de bois interne, entourent une moelle relativement volumineuse (fig. 43); on n'observe pas encore de traces de liber interne, il apparaît seulement un peu plus tard. En effet, en certains points, certaines cellules de la moelle (*m*, fig. 43) s'entaillent et donnent naissance à de petits amas libériens isolés les uns des autres, il se forme tout d'abord une cloison dans une direction quelconque; puis le cloisonnement continue et le tissu ainsi formé se différencie en tubes criblés et en parenchyme. Il n'est pas exact de dire que de semblables paquets se forment à la pointe de chacun des faisceaux collatéraux; ils se développent en des places quelconques, et de plus sont localisés suivant deux régions diamétralement opposées.

On peut, en effet, voir très facilement que les points intermédiaires ne renferment aucun de ces faisceaux. Cependant le parenchyme, qui sépare du bois primaire chacune de ces masses libériennes, commence bientôt à se cloisonner à la face externe, de sorte que chacun de ces îlots est alors pourvu d'un cambium à sa face externe (*c*, fig. 45). Mais le cloisonnement ne tarde pas à se propager dans les points intermédiaires; il se produit du cambium interfasciculaire (*c. if.*, fig. 45) et l'on obtient bientôt une assise génératrice continue. Cette assise génératrice va se différencier tout d'abord en liber à sa face interne; c'est bien plus tard, et vers la fin de la période végétative, qu'elle donnera du bois à sa face externe. Bois et liber sont d'ailleurs exclusivement produits dans les deux régions symétriques où ont apparu tout d'abord les premiers amas libériens; dans l'intervalle, la couche génératrice est presque inactive et produit tout au plus un peu de tissu conjonctif. Ce n'est donc pas un cercle libéro-ligneux qui se forme

dans la moelle du *Tecoma radicans*, ce sont simplement deux fragments libéro-ligneux, opposés l'un à l'autre et ayant chacun, à peu de chose près, la forme d'un croissant à concavité tournée vers le centre de la tige (*bm.*, *lbm.*, fig. 43). Le bois qui entre dans la composition de ces formations anormales est particulier. Il est formé de vaisseaux ponctués à très large diamètre et de quelques vaisseaux rayés, entourés de fibres ligneuses : il n'y a pas de trachées. Ce cambium intérieur conserve son activité pendant quelque temps; l'année suivante, en effet, il donnera naissance à une nouvelle formation libérienne, et à une seconde portion de bois, celui-ci prenant toujours naissance à la fin de la période végétative, et pour ainsi dire après que le cambium normal de l'extérieur a cessé de fonctionner. Il en résulte que sur une tige de troisième année, on observe bien les trois formations ligneuses dans le cercle extérieur; mais on ne voit encore que deux zones dans le bois anormal. Quoi qu'il en soit, étant donné l'endroit où ces formations ont lieu, on comprend aisément que l'activité de cette assise génératrice interne ne puisse durer indéfiniment. Aussi cesse-t-elle de fonctionner au bout de quelques années. Mais, pendant ce temps, la moelle est de plus en plus comprimée sur les deux faces, et elle finit par n'être plus représentée que par une région aplatie, presque linéaire, constituée par des cellules écrasées, et n'ayant plus aucune forme régulière.

On a cru pouvoir dire que les deux systèmes ligneux, interne et externe, se touchaient complètement. Il n'en est rien : la portion de tissu conjonctif qui persiste est assez réduite, elle se compose de deux ou trois assises de cellules tout au plus, mais elle n'en existe pas moins. Seulement, les cellules qui la composent se sont sclérifiées et se confondent presque avec les éléments constitutifs du bois. Ce tissu conjonctif ainsi modifié est assez difficile à distinguer des autres éléments.

Ces faisceaux internes représentent-ils bien des traces foliaires, comme le veut M. Weiss? Je ne le crois pas, pour plusieurs raisons. J'ai dit déjà que le bois n'apparaît qu'à la fin de la période végétative; il est donc permis de se demander

par quoi seraient alors produits les éléments ligneux entrant dans la constitution des faisceaux foliaires. En outre, cet auteur remarque que le bois est tourné vers l'extérieur et qu'il est complètement dépourvu de trachées, de sorte que, pour soutenir sa manière de voir, M. Weiss est obligé de dire que les traces foliaires subissent une révolution de 180 degrés, ce qui n'est pas impossible; mais il est obligé d'ajouter que les trachées des faisceaux foliaires vont se fusionner avec celles du bois normal, sans subir de révolution, les vaisseaux rayés et ponctués passant seuls dans la moelle; cela nous semble invraisemblable. Ces considérations suffisent, je crois, pour démontrer que les formations médullaires du *Tecoma radicans* sont bien indépendantes et n'ont aucune relation avec le système foliaire.

Polygonées. — Certaines Polygonées sont normales, d'autres présentent une anomalie qui a été signalée pour la première fois par M. Sanio, dans le *Rumex crispus*, à la suite des observations relatives au *Tecoma radicans* (1). L'auteur remarqua que les faisceaux étaient très allongés en direction radiale et qu'ils comprenaient de l'extérieur vers l'intérieur les éléments suivants : 1° du liber primaire; 2° du cambiforme; 3° du cambium; 4° du bois secondaire; 5° des vaisseaux spiralés; 6° des cellules libériennes épaissies; 7° des vaisseaux ponctués; 8° du cambiforme entouré de cellules de nature libérienne. Pour l'auteur, cette structure diffère seulement de celle du *Tecoma radicans*, par ce seul fait que le cambium placé en dedans des trachées du bois primaire ne se réunit pas à celui des faisceaux voisins pour former un cercle de cambium fermé.

Avant M. Sanio, M. Regnault (2) avait dit un simple mot sur les particularités de structure de certains *Polygonum*, qui

(1) Sanio, *Einige Bemerkungen in Betriff meiner über Gefässbündelbildung geännesten Ansichten* (*Bot. Zeit.*, 1865, p. 179).

(2) Regnault, *Recherches sur les affinités de structure des tiges des plantes du groupe des Cyclospermées* (*Ann. des sc. nat.*, *Bot.*, 4ᵉ série, t. XIV, p. 133, 1860).

avaient une tige avec des faisceaux isolés comme celle des plantes monocotylédones. Mais il n'y est nullement question des autres genres de la famille.

Après M. Sanio, on ne trouve que quelques mots relatifs au *Rumex crispus*, dans l'ouvrage de M. de Bary (1), et un peu plus tard dans celui de M. Van Tieghem (2). La même anomalie a été rencontrée à quelque chose près dans les tiges de *Rheum*, par M. Schmitz (3) et M. Dutailly (4).

Étudions tout d'abord le *R. crispus*.

Si l'on observe une tige développée sur une coupe transversale, on verra que la zone libéro-ligneuse comprend des faisceaux de deux sortes (fig. 48) : les uns sont fortement allongés suivant le sens radial (*flb.*, fig. 48), les autres sont beaucoup plus courts. Ces derniers sont normaux; les autres faisceaux seuls présentent l'anomalie dont je vais étudier le développement. Dans une tige jeune, tous les faisceaux ont la même longueur et ne présentent pas la moindre particularité. Il est à remarquer que chacun de ces faisceaux est plongé au milieu d'une masse homogène de sclérenchyme (*tc. sc.*, fig. 48 et 49). En effet, la partie de péricycle qui les borde à l'extérieur, une partie du tissu conjonctif des rayons médullaires et quelques assises de cellules périphériques de la moelle entourant intérieurement le bois primaire, passent rapidement et de très bonne heure à l'état de sclérenchyme. Au bout d'un certain temps, à la périphérie du tissu conjonctif médullaire non épaissi, on voit quelques cellules s'entailler et donner naissance à de petits amas de tubes cribreux qui sont presque toujours situés en face des faisceaux extérieurs (*lbm.*, fig. 49). Mais en même temps que le liber se produit, le tissu conjonctif environnant se sclérifie, et ce nouveau sclérenchyme

(1) De Bary, *Vergleich. Anat.*, p. 598.

(2) Van Tieghem, *Traité de Botanique*, p. 797.

(3) Schmitz, *Sitzungsberichte der natur. Gesellschaft* zu Halle, 1874.

(4) Dutailly, *Sur quelques phénomènes déterminés par l'apparition tardive d'éléments nouveaux dans les tiges et les racines des Dicotylédones*. Bordeaux, 1879.

se réunit à celui qui entourait déjà le faisceau normal. Par suite, à ce moment, chacune des masses scléreuses renferme un faisceau libéro-ligneux et un faisceau libérien. Avant d'aller plus loin, je tiens à faire remarquer que ce liber n'appartient pas du tout au faisceau primitif, et qu'il en est tout à fait indépendant pour deux raisons : en premier lieu, parce qu'il apparaît bien après la constitution définitive du faisceau libéro-ligneux, et en second lieu parce que ces amas libériens ne se forment pas toujours en face des trachées; parfois ils prennent naissance en face des rayons médullaires; parfois aussi, il se produit en face de certains faisceaux deux masses libériennes, qui sont englobées dans la même masse scléreuse; mais ces deux masses n'apparaissent jamais simultanément; il s'en forme d'abord une, puis la deuxième apparaît bientôt tout à côté.

Plus tard enfin, la portion externe du liber se cloisonne tangentiellement, et il se produit un cambium qui donne naissance sur sa face externe à du bois sans trachées (*bm.*, fig. 49), sur sa face interne à du liber, au centre duquel se différencient souvent quelques fibres (*lbf.*, fig. 49). On a donc ainsi deux faisceaux orientés inversement et situés sur une même ligne radiale; ces deux faisceaux sont parfaitement indépendants l'un de l'autre; mais, comme ils sont plongés au milieu d'une même masse scléreuse, on avait pu croire que cet ensemble ne constituait qu'un seul et même faisceau (fig. 49). L'étude du développement montre bien clairement qu'il n'en est rien. Si primitivement on avait deux masses libériennes formées séparément à la pointe du même faisceau, la gaine scléreuse comprendra trois faisceaux : un faisceau orienté normalement, et deux faisceaux orientés en sens inverse. En outre, si le liber s'est formé en face d'un rayon médullaire, il se forme un faisceau dont la gaine se réunit intérieurement à celle des deux faisceaux situés de chaque côté du rayon médullaire. On a bien toujours trois faisceaux réunis en un seul, mais ici il y a deux faisceaux normaux et un seul faisceau anormal. Ces deux observations prouvent, une fois de plus,

l'indépendance des faisceaux internes par rapport aux faisceaux extérieurs.

J'ai pu observer la même anomalie et son développement dans d'autres espèces de *Rumex*, telles que *R. longifolius*, *R. maximus*, *R. undulatus* et *R. Patientia*. Cependant cette dernière espèce diffère un peu des autres par quelques points de détail. Ainsi, les formations internes consistent surtout en liber, le tissu ligneux se développant en très petite quantité. Mais, en outre, il arrive très souvent que la gaine qui entoure les faisceaux intérieurs ne se confonde pas avec celle des faisceaux extérieurs; ils se présentent alors isolés au milieu du tissu conjonctif non épaissi. Nouvelle confirmation de l'idée que je soutenais plus haut.

D'autres *Rumex*, tels que *R. pulcher*, *R. Acetosella*, *R. montanus*, *R. Acetosa*, *R. polygonifolius*, *R. scutatus*, *R. maritimus*, *R. papillaris*, *R. Hydrolapathum*, *R. Lunaria*, ne présentent pas l'anomalie que je viens de signaler. Cependant certaines espèces de ce groupe sont remarquables par une légère modification dans l'agencement des faisceaux libéro-ligneux. Quelques-unes sont pourvues de tiges cannelées; elles possèdent des arêtes plus ou moins proéminentes, séparées les unes des autres par autant de sillons. Ordinairement le fond de chacune de ces arêtes est occupé par un îlot de collenchyme; parfois, cependant, au lieu d'un îlot de collenchyme, on trouve un faisceau vasculaire appartenant au cercle normal. Ces faisceaux font toujours partie du cylindre central, puisqu'ils sont à la partie interne du péricycle; seulement ils se sont détachés du cercle normal et se sont placés à l'extérieur de ce dernier.

J'ai pu observer cette particularité dans les *Rumex Acetosella*, *R. montanus*, *R. Acetosa*, *R. polygonifolius*, *R. papillaris*.

Enfin, dans le *Rumex Lunaria*, le péricycle, les rayons médullaires et le parenchyme externe de la moelle s'épaississent fort peu. Les rayons médullaires sont très larges et traversés par un cambium interfasciculaire très net. Ce cam-

bium se différencie tout d'abord en tissu conjonctif sur ses deux faces; plus tard il donne du bois et du liber, et il se forme ainsi des faisceaux libéro-ligneux secondaires normaux.

Dans le *Rheum Ribes*, j'ai pu observer l'anomalie du *Rumex crispus;* la tige reste normale pendant un temps assez long; plus tard à la partie interne de chaque faisceau, il s'en forme un autre, toujours de la même manière et toujours aussi orienté inversement. Tous ces faisceaux sont nettement séparés les uns des autres, et de ceux du cercle normal; le tissu conjonctif reste très longtemps parenchymateux; c'est à une époque très avancée du développement que la sclérification apparaît. Quoi qu'il en soit, les gaines partielles formées autour de chaque faisceau ne se fusionnent pas les unes avec les autres; elles restent nettement séparées; à côté du *Rheum Ribes*, le *Rheum compactum* est bien normal.

Quant aux autres Polygonées, que j'ai eu le soin d'examiner, *Polygonum Bistorta*, *P. cuspidatum*, *P. Hydropiper*, *P. Persicaria*, *P. montanum*, *Oxyria elatior*, *Ampeligonum chinense*, *Fagopyrum cymosum*, *Brunnichia cirrhosa*, *Muhlenbeckia complexa*, je n'ai à signaler rien d'anormal. Je n'ai observé dans aucune espèce de *Polygonum* la dissémination des faisceaux dans le cylindre central dont parle M. Regnault (1). Je noterai, en passant, que les deux dernières espèces que je signale ont des tiges volubiles et qu'elles sont pourtant parfaitement normales.

Acanthacées. — Nous avons vu dans cette famille l'anomalie présentée par l'*Hexacentris coccinea* et le *Thunbergia alata :* les espèces appartenant au genre *Acanthus* ont des faisceaux libéro-ligneux dans la moelle. M. Vesque (2) a étudié l'*Acanthus spinosus*. Il voit seulement dans la tige de cette plante quatre faisceaux fibro-vasculaires orientés inversement. Entre ces faisceaux intérieurs et le cercle ligneux extérieur, il y aurait « parfois d'autres faisceaux plus petits confondant leurs

(1) *Loc. cit.*
(2) *Loc. cit.*

trachées avec les premiers et tournant leur liber vers l'extérieur ». Pour M. Weiss (1) ces formations sont toujours des traces foliaires. J'ai étudié les *Acanthus spinosus*, *A. mollis*, *A. longifolius*.

Voici comment se constituent ces faisceaux. On voit tout d'abord une cellule de la moelle s'entailler et se cloisonner dans tous les sens; on a ainsi un méristème dont la partie centrale se différencie en liber (*lb.*, fig. 44), qui se trouve dès lors entouré par un cambium circulaire (*mer.*, fig. 44). Ce cambium circulaire est plus développé du côté de l'extérieur que sur tout le restant du pourtour de la tige; il donne, en ce point, du liber par sa face interne, du bois par sa face externe (*bm.*, fig. 46). Dans les autres points, le cambium se différencie simplement en liber et en tissu conjonctif, surtout sur les parties latérales; par suite, le faisceau, qui avait primitivement une forme circulaire, s'aplatit dans le sens tangentiel et devient elliptique. Quant au bois, il conserve à peu près sa largeur primitive et ne s'accroît guère que dans le sens du rayon. Si les productions libériennes latérales ont lieu dans deux faisceaux assez voisins l'un de l'autre, les deux faisceaux de liber se fusionnent, et on a alors un faisceau très allongé (fig. 47) formé d'une seule masse libérienne et de deux amas ligneux occupant presque les deux extrémités du faisceau (*b.*, fig. 47). Quant au cambium, il entoure toujours le faisceau d'une façon complète (*mer.*, fig. 47). Les phénomènes que je viens de décrire s'observent fort bien dans l'*Acanthus mollis* et dans l'*A. spinosus*, et ils sont absolument identiques dans les deux espèces. Quant au nombre des faisceaux, il est bien supérieur à quatre, chiffre assigné comme constant par M. Vesque dans l'*Acanthus spinosus*. On peut en observer jusqu'à quinze, et, ce qui est très intéressant, c'est que dans ce nombre on en trouve à tous les états de développement, ainsi que le montrent les figures prises dans la même coupe. On voit certaines cellules s'entailler, le

(1) *Loc. cit.*

méristème se différencier en liber, tandis qu'à côté se trouvent des faisceaux ayant du bois à leur face interne, et plus loin de très grands faisceaux qui proviennent de la fusion de deux faisceaux par leurs éléments libériens.

Les productions anormales de l'*Acanthus longifolius* se rapprocheraient davantage de la description de M. Vesque. Cette espèce possède en effet une moelle quadrangulaire, et dans chacun des angles de cette moelle, il se forme plusieurs petits paquets de liber très rapprochés. Ces paquets sont entourés par un cambium circulaire qui fonctionne comme dans les deux espèces précédentes; et comme ces faisceaux libéro-ligneux sont très rapprochés dans chacun des angles de la moelle, ils se fusionnent généralement en un seul. On a donc de la sorte quatre grandes masses libéro-ligneuses, quelquefois accompagnées d'un ou de deux faisceaux plus petits. Le cambium circulaire fonctionne sur les deux faces, et, aux points où il ne se différencie pas en bois, il donne du tissu conjonctif qui se sclérifie fortement; de sorte que le liber est complètement entouré par une gaine, comprenant à la fois les éléments du bois et les éléments du tissu conjonctif épaissis.

Dans ces trois espèces, tous ces faisceaux sont disposés sur un seul cercle; je n'ai jamais vu dans aucune d'elles le second cercle dont parle M. Vesque, et qui serait composé de faisceaux orientés normalement.

Les autres espèces d'Acanthacées que j'ai examinées, et appartenant aux genres *Ruellia*, *Godlfussia*, *Anisocanthus*, *Justicia*, m'ont présenté une structure en tous points normale.

Campanulacées. — Plusieurs espèces de Campanulacées sont normales. Cependant un certain nombre d'entre elles présentent une anomalie consistant dans la présence, dans la moelle, de faisceaux libéro-ligneux ou même d'un cercle libéro-ligneux, avec bois tourné vers l'extérieur et liber vers l'intérieur.

M. Sanio, le premier (1), mentionne la présence de fais-

(1) Sanio, *Bot. Zeit.*, 1865.

ceaux vasculaires chez le *Campanula latifolia* et *C. pyramidalis*, tandis que M. Hanstein (1) n'en avait pas observé; il avait dit en effet que la moelle de ces plantes ne possédait jamais de laticifères ni de tubes criblés, ces éléments étant seulement localisés dans l'écorce. M. Trécul (2) indique cependant la présence de laticifères dans la moelle de certaines espèces de la famille appartenant particulièrement au genre *Campanula*. M. de Bary (3) signale du liber médullaire dans les *C. cervicaria*, *C. laurifolia*, *C. glomerata*, *C. pyramidalis;* il cite au contraire comme normales les *C. Medium* et *C. rapunculoides*.

Dans ces derniers temps, M. Westermaier (4), en signalant l'anomalie, cherche à en donner la raison physiologique. Pour lui, les Campanulacées à tige peu élevée ayant peu de fleurs, sont normales. Au contraire, celles qui ont une hauteur relativement considérable et qui sont susceptibles de présenter un grandn ombre de fleurs, ont des faisceaux médullaires, parce que, d'une part, la solidité de la tige a besoin d'être augmentée, et que, d'autre part, la quantité de matières nutritives devant être plus considérable, les éléments de transport doivent en être plus nombreux.

A la même époque, M. Petersen (5) a signalé l'anomalie chez quelques espèces, et enfin M. Weiss (6) a étudié les relations de ces faisceaux médullaires avec les feuilles dans *C. latifolia*, *C. laurifolia*, *C. pyramidalis*.

Mes observations ont porté sur un très grand nombre de genres et d'espèces; je me contenterai de signaler les particularités les plus intéressantes. On peut dire tout d'abord que partout l'anomalie débute de la même manière. On voit cer-

(1) Hanstein, *Die Michsaftgefässe in die verwandten Organe in der Rinde*, 1864.

(2) Trécul, *Résumé d'observations sur les vaisseaux et les sucs propres* (*Ann. Sc. nat.*, *Bot.*, 5e série, t. V, 1866).

(3) De Bary, *Vergleich. Anatomie*, p. 242.

(4) Westermaier, *Beiträge zu vergleichenden Anatomie der Pflanzen* (*Monastsber. Kgl. Akad. der Wiss.*, zu Berlin, 1881.

(5) *Loc. cit.*

(6) *Loc. cit.*

taines cellules de la moelle s'entailler et donner naissance à de petits amas formés d'un mélange de tubes criblés et de parenchyme libérien. Puis, de très bonne heure, la couche extérieure de la moelle enveloppant chacun de ces groupes se cloisonne et donne naissance à un cambium bifacial qui se différencie en liber à l'intérieur, en bois à l'extérieur. Ces faisceaux peuvent rester isolés; mais dans quelques cas, il se forme un cambium interfasciculaire qui fonctionne comme le cambium intrafasciculaire et qui réunit de la sorte plusieurs faisceaux; par suite, leur nombre diminue en même temps que leur dimension augmente. Enfin, dans quelques cas, le cambium est continu sur tout le pourtour de la tige et l'on a un cercle libéro-ligneux complet, orienté inversement.

Dans le *Campanula pyramidalis*, on voit d'abord apparaître des îlots de liber, très rapprochés les uns des autres et rangés à peu près régulièrement en cercle autour du bois (*lbm.*, fig. 50). Puis les cellules de la moelle qui limitent extérieurement ces amas se cloisonnent et constituent autant de méristèmes partiels qui ne tardent pas à se réunir en un seul méristème circulaire (*c*, fig. 51), par suite de la formation de véritables ponts interfasciculaires. Cet anneau de méristème donne du liber à l'intérieur et du bois à l'extérieur (*b*, *lbm.*, fig. 51). Le liber est encore formé de vaisseaux grillagés et de parenchyme; mais il renferme, en outre, des vaisseaux laticifères. Quant au bois, qui d'ailleurs est produit en assez petite quantité, il ne présente jamais de trachées. Il est surtout formé de cellules ligneuses au milieu desquelles se trouvent quelques vaisseaux ponctués de petit diamètre (*b*, fig., 51). Au bout d'un certain temps, il se produit un phénomène assez particulier. Les cellules de la moelle, qui sont situées à la partie interne du liber, se cloisonnent à leur tour et donnent naissance à un véritable cambium subéreux (*cs.*, fig. 51) qui produit du liège à sa face interne, par division centrifuge par conséquent. En même temps, le cercle libéro-ligneux se fragmente en un certain nombre de parties et se découpe en faisceaux plus ou moins volumineux; de plus, la partie

centrale de la tige se résorbe et il se forme une lacune centrale.

Dans le *C. glomerata*, les phénomènes sont un peu différents. Il y a d'abord un cercle complet de liber; mais, tout d'abord, le bois ne se produit à la face externe de ce liber qu'en des points assez éloignés les uns des autres : on a alors des faisceaux libéro-ligneux distincts, mais réunis par du liber. Cependant les masses ligneuses se développent tangentiellement et arrivent presque à se toucher, mais sans que le contact soit complet. On a donc un cercle libérien complet et un cercle ligneux presque complet, l'intervalle situé entre chaque fragment du bois étant restreint.

Dans le *C. Trachelium* on observe, au début, des faisceaux libéro-ligneux isolés, mais très nombreux, et par suite très rapprochés les uns des autres. Plus tard, des méristèmes interfasciculaires réunissent entre eux plusieurs de ces faisceaux, mais sans former un cercle complet; on a alors de six à sept formations libéro-ligneuses très allongées dans le sens tangentiel, disposées sur un même cercle, mais complètement séparées.

Enfin, dans le *C. latifolia*, les faisceaux primitivement isolés restent dans le même état pendant toute la durée du développement.

Dans le *Phyteuma limonifolium*, qui possède une tige d'un très petit diamètre relativement à celles qui viennent d'être étudiées, se présente une particularité intéressante à signaler. Il se forme d'abord une masse libérienne qui occupe presque l'axe de la tige, car c'est à peine s'il y a au centre de cette masse quelques cellules conjonctives pour représenter la moelle; en trois points régulièrement placés il se forme du bois, toujours par le même processus. On a donc trois faisceaux libéro-ligneux qui forment un triangle. Un peu plus tard, le parenchyme médullaire situé entre cette partie centrale et le bois primaire s'entaille en certains points et donne naissance à du liber. Plus tard, chacun de ces îlots se transforme en un faisceau libéro-ligneux orienté toujours inverse-

ment : liber tourné vers l'intérieur, bois tourné vers l'extérieur. On a donc, de la sorte, deux formations libéro-ligneuses disposées suivant deux cercles concentriques. Par la suite, la région centrale de la moelle devient un peu plus volumineuse, et on voit en même temps la partie périphérique se cloisonner et donner naissance à un cambium subéreux qui produit du liège médullaire comme dans le *C. pyramidalis*. Il est assez rare d'observer des formations subéreuses dans une région aussi profonde de la tige ; je crois que les Campanulacées sont le seul exemple connu de ce phénomène particulier.

J'ai encore étudié d'autres Campanulacées, telles que *C. grandis*, *C. Grosseckii*, *C. alata*, *C. rapunculoides*, *C. cervicaria*, *Canarina campanuloides*, *Wahlenbergia* sp., *Michauxia lævigata ;* toutes ces espèces sont normales.

Je dois ajouter que toutes les tiges des plantes de cette famille présentent un endoderme des plus nets et des plus visibles, avec parois radiales pourvues des ponctuations noires si caractéristiques des cellules qui constituent cette couche particulière.

RÉSUMÉ.

La moelle elle-même est parfois le siège de formations anormales ; ce sont des faisceaux libériens ou libéro-ligneux. Les faisceaux de la tige des Cucurbitacées, où l'on observe un liber interne par rapport au bois, méritent bien le nom de faisceaux bicollatéraux qu'on leur a donné ; tous les tissus de ces faisceaux y ont la même origine exclusivement primaire ; mais partout ailleurs, chez les Solanées, Cestrinées, Nolanées, Apocynées, Asclépiadées, Myrtacées, Œnothérées, Convolvulacées, chez quelques Composées liguliflores, le liber interne n'a ni la même structure ni la même origine que celui des faisceaux normaux. Il y a entre eux une simple relation de voisinage, qui a pu faire croire à une origine commune. Le nom de faisceaux bicollatéraux ne peut donc s'appliquer à la majorité des cas.

Les Composées liguliflores adjoignent souvent des éléments ligneux à leurs faisceaux libériens médullaires. Les Mélastomacées, chez lesquelles nous avons déjà constaté la présence de faisceaux libéro-ligneux dans l'écorce primaire, en possèdent aussi dans la moelle; ils y paraissent indépendants des feuilles, quoi qu'on en ait dit. Le *Tecoma radicans*, quelques Polygonées, Acanthacées, Campanulacées, présentent des anomalies de même ordre, sans qu'il y ait, même entre les espèces d'un même genre, aucun rapport entre le port de la plante et ces irrégularités.

DEUXIÈME PARTIE

1° Est-il possible de déterminer la cause physiologique des diverses anomalies que nous venons d'étudier en détail, et de fixer, par des recherches d'anatomie comparée, l'action qu'exerce le mode de vie sur la structure de la tige?

2° La structure histologique présente-t-elle chez les plantes volubiles et grimpantes des différences caractéristiques avec celle des plantes à port ordinaire? Le système tégumentaire notamment subit-il le contre-coup des modifications dans le port de la plante, de telle sorte qu'on puisse croire à une relation de cause à effet?

3° Les variations si nombreuses de structure, dans le détail desquelles nous sommes entré, fournissent-elles au contraire des preuves des affinités des plantes entre elles, ou, pour parler un langage en vogue, indiquent-elles la filiation systématique de ces plantes? S'il en est ainsi, jusqu'à quel point peut-on compter sur les données de cette nature pour les appliquer à la systématique?

Voilà trois problèmes qu'il nous semble opportun de cher-

cher à résoudre, que nous devons au moins poser nettement si nous n'en pouvons donner la solution. Ils ont été la préoccupation dominante de notre esprit depuis le moment où nous avons songé à affronter les difficultés qu'offrait le sujet que nous traitons. C'est en vue de ce but philosophique que nous avons cru ne pouvoir passer sous silence aucun détail. Pour que la synthèse eût un caractère scientifique, il fallait qu'elle s'appuyât sur une analyse aussi rigoureuse que possible. Le temps ne doit plus être aux hypothèses hasardées et aux généralisations faciles. Notre conviction intime sur ce point nous fait espérer un accueil bienveillant pour les observations dont le long exposé occupe la première partie de notre travail. Nous croirions manquer à ce devoir d'exactitude et de rigueur en les résumant.

Notons, en commençant, qu'au milieu de toutes ces modifications, de tous ces changements, la tige conserve toujours son unité de plan, aussi bien que la racine et la feuille. En effet, on a pu voir que dans la période primaire, la tige était presque toujours normale, répondant au schéma général; les modifications accessoires qu'elle peut présenter à ce moment, telles que faisceaux corticaux ou médullaires, n'altèrent en rien la symétrie de cet organe. Plus tard, à une époque plus ou moins tardive du développement, des anomalies de diverse nature peuvent s'y produire, et en cacher plus ou moins le plan primitif. C'est ainsi que se comportent les familles ou les espèces chez lesquelles les modifications extérieures sont aussi profondes que possible, telles que Sapindacées, Loganiacées, Chénopodiacées, Acanthacées (*Hexacentris*), *Bauhinia*, etc. C'est un point parfaitement acquis.

J'arrive immédiatement à l'examen des relations qui existent entre le mode de vie de la plante et les anomalies de structure que l'on observe dans sa tige. On a eu, jusque dans ces derniers temps, une tendance à croire que les plantes volubiles ou grimpantes, les lianes en un mot, avaient le privilège de ces phénomènes particuliers, et il est facile de comprendre qu'il en ait été ainsi. En effet, bien des lianes sont anormales, et de

plus elles présentent des anomalies si singulières et surtout si frappantes, qu'elles sautent immédiatement aux yeux et qu'il n'est nul besoin d'observations anatomiques pour les apercevoir. Mais, à côté de ces lianes, il est d'autres plantes grimpantes ou volubiles qui n'offrent aucune particularité de structure : le *Menispermum canadense*, l'*Akebia quinata*, la plupart des *Clematis*, l'*Humulus Lupulus*, bien des Légumineuses, le *Periploca græca*, les Passiflorées, les Basellacées, les *Gouania*, l'*Hibbertia volubilis*, et bien d'autres qu'il serait trop long et inutile de citer, ont une structure normale. En second lieu, bien des plantes à port ordinaire ont une structure qui échappe à la régularité commune. Je me contenterai de citer, à ce point de vue, toutes les Chénopodiacées, les Nyctaginées, certains *Phytolacca*, les *Mesembryanthemum*, certaines espèces de Campanulacées, de *Sempervivum*, etc.

D'un autre côté, il peut arriver que certaines familles aient des représentants à port ordinaire et possédant une structure anormale, tandis qu'à côté certaines espèces volubiles sont parfaitement normales. A ce point de vue, la famille des Ménispermées est des plus intéressantes. Ainsi, le *Cocculus laurifolius* est anormal, tandis qu'une foule d'autres plantes grimpantes de la famille, telles que *Cocculus carolinus*, *Menispermum canadense*, *Anamirta Cocculus*, ont des tiges normales quoique volubiles. De même dans les groupes tout à fait voisins des Ménispermées, on trouve des plantes grimpantes telles que *Kadsura japonica*, *Akebia quinata*, *Hibbertia volubilis*, qui ne présentent absolument rien de particulier. Dans les Polygonées, certaines espèces de *Rumex* et de *Rheum* sont particulières comme structure; dans la même famille, des tiges volubiles, *Brunnichia cirrhosa*, *Coccoloba uvifera*, *Muhlembeckia complexa*, sont parfaitement régulières.

Enfin, en dernière analyse, la même anomalie est souvent présentée par des plantes ayant les deux modes de vie qui nous occupent; le *Cocculus laurifolius* et certains *Cissampelos*, par exemple, sont dans ce cas. De même en ce qui concerne les *Strychnos*, que leur tige soit volubile ou dressée, elle est abso-

lument construite sur un plan identique dans les deux cas.

Mais il est encore une preuve peut-être plus décisive que toutes celles que je viens de donner à l'appui de l'idée que je soutiens. En effet, on peut observer dans la racine de bien des plantes appartenant à des groupes différents, des anomalies analogues à celles de la tige. Ainsi les Chénopodiacées et les Nyctaginées présentent dans la racine la même anomalie que dans la tige. Certaines plantes normales, quoique volubiles, ont des racines ou des tiges souterraines anormales ; telles sont les Convolvulacées, par exemple, telles sont aussi les *Bryonia dioica* et *Ecballium Elaterium*, qui présentent dans leurs racines des formations particulières différentes de celles de la tige. Cette dernière paraît être pourtant la seule Cucurbitacée qui ne soit pas grimpante. Je pourrais encore citer l'exemple du *Securidaca volubilis*.

Il me paraît suffisamment établi par toutes ces observations que les anomalies de structure de la tige sont absolument indépendantes du mode de vie.

Quant à l'étude histologique des divers tissus qui entrent dans la constitution de la tige, il est permis de se demander si le mode de vie de la plante n'a pas quelque influence sur la structure des divers éléments. Ce côté de la question a été abordé par MM. Westermaier et Ambronn (1), dans un mémoire qui peut être pris comme type de la méthode suivie par une certaine école allemande, spécialement adonnée à la physiologie végétale, et ayant pour principaux représentants MM. Schwendener, Haberlandt, et les deux auteurs que je viens de citer. Les travaux de ces auteurs sont le plus souvent un exposé de théories appuyées sur des vues de l'esprit plutôt que sur l'observation des faits. Aussi ai-je cru utile d'examiner point par point le mémoire de MM. Westermaier et Ambronn et d'essayer de le soumettre à une critique étroite, appuyée autant que possible sur des observations. Je vais donc examiner, en suivant le plan de ces savants, quelles sont les modifications

(1) *Loc. cit.*

qui peuvent être apportées par le mode de vie à la structure du bois, du liber, du parenchyme et des rayons médullaires, et à à celle de l'appareil tégumentaire.

A. *Éléments ligneux.* — D'une façon à peu près générale, les éléments ligneux des plantes grimpantes sont caractérisés par la présence de vaisseaux très larges, comparativement à ceux des plantes dressées. Dans quelques-unes des plantes du groupe qui nous occupe, leur diamètre est tel qu'on les aperçoit à l'œil nu comme dans beaucoup de Cucurbitacées, le *Wisteria sinensis*, etc. Les mesures relevées dans le tableau suivant sur des plantes ayant des modes de vie différents, montrent bien que la loi énoncée par MM. Westermaier et Ambronn est à peu près générale.

PLANTES VOLUBILES OU GRIMPANTES.		PLANTES DRESSÉES.	
Clematis vitalba	90 μ	Clematis recta	50 μ
Cobœa scandens	130 μ	Polemonium cœruleum	60 μ
Calystegia Sepium	120 μ	Convolvulus tricolor	90 μ
Hexacentris coccinea	150 μ	Acanthus spinosus	50 μ
Menispermum canadense	120 μ	Cocculus laurifolius	60 μ
Tecoma radicans	130 μ	Tecoma capensis	35 μ
Aristolochia Sipho	200 μ	Aristolochia Clematitis	70 μ
Wisteria sinensis	200 μ		
Phaseolus Caracalla	220 μ	Bauhinia forficulata	60 μ
Periploca græca	160 μ	Nerium Oleander	70 μ
Humulus Lupulus	130 μ	Cannabis sativa	50 μ
Galium Aparine	50 μ	Galium Mollugo	10 μ
Serjania cuspidata	200 μ	Sapindus sp	60 μ
Brunnichia cirrhosa	120 μ	Rumex crispus	50 μ
Basella rubra	100 μ	Lecanocarpus nepalensis	60 μ
Bryonia dioica	140 μ		
Zanonia sarcophylla	250 μ	Ecballium Elaterium	90 μ
Hippocratea volubilis	90 μ	Malpighia Neumanii	45 μ
Passiflora cœrulea	160 μ		
Lonicera Caprifolium	60 μ	Lonicera tartarica	40 μ
Hedera Helix	60 μ	Aralia spinosa	50 μ
Hoya carnosa	50 μ	Corylus Avellana	60 μ

Le simple examen de ce tableau est, je crois, assez probant pour qu'il soit utile d'insister davantage. On remarquera que le fait est surtout frappant lorsqu'on s'adresse à des espèces grimpantes ou dressées appartenant au même genre.

Ainsi on peut se rendre compte que chez le *Galium Aparine*, la dimension des vaisseaux atteint six fois celle du *Galium verum*, et cinq fois celle du *Galium Mollugo*. Dans le *Clematis vitalba* les vaisseaux sont plus grands que dans le *C. recta*. Toutefois, j'ajouterai que la différence est bien moins sensible entre le *Lonicera Caprifolium* et le *L. tartarica* que dans les deux exemples précités. Ainsi donc, l'on peut dire que d'une façon générale les plantes grimpantes et volubiles ont des vaisseaux d'un grand diamètre. Cependant il ne faut être ni absolu ni exclusif dans ses conclusions, car on peut encore à ce point de vue signaler des exceptions qui dans le cas particulier ne confirment pas la règle. C'est ainsi que l'on peut voir que l'*Hoya carnosa*, plante essentiellement volubile, et l'*Hedera Helix*, plante grimpante, ont des vaisseaux très étroits. En outre, dans les Cucurbitacées, c'est pour ainsi dire la moins grimpante de toutes (l'*Ecballium* mis à part), qui présente les vaisseaux du plus grand diamètre : le *Cucurbit maxima*, qui grimpe fort peu, a des vaisseaux réellement énormes.

D'un autre côté, un grand nombre de racines ont des vaisseaux d'un très large diamètre; celles du *Securidaca volubilis* et de certains *Cissus* que j'ai examinées en sont des exemples frappants.

Quant à la raison physiologique, les auteurs allemands la trouvent dans la nécessité de conduire l'eau et l'air à de grandes distances, et dans l'intérêt qu'il y a pour la plante à éviter le frottement sur un aussi long parcours, ce qui aurait pour effet de retarder simplement la marche des liquides à l'intérieur du végétal. Or, cette raison, qui paraît très logique au premier abord, est-elle fondée et surtout est-elle la seule que l'on puisse invoquer? Je ne le pense pas. L'eau qui est obligée d'arriver à l'extrémité d'un Peuplier ou d'un Hêtre, parcourt assurément une plus grande distance que dans la plupart des lianes de nos pays; le diamètre de leurs vaisseaux n'a pourtant rien d'extraordinaire. A quoi cela tient-il donc? Je crois que dans cette question on doit aussi et surtout tenir compte du diamètre de la tige, qui est relativement très étroit dans les

plantes grimpantes. Par suite, le nombre des vaisseaux étant relativement très réduit, il paraît nécessaire qu'ils soient plus larges afin que les liquides y circulent plus facilement. Au contraire, dans les arbres que j'ai cités plus haut, la quantité des vaisseaux est énorme et le transport des liquides peut se faire assez facilement malgré leur petit diamètre. Mais, quoi qu'il en soit, on peut d'une façon à peu près générale admettre la grande dimension des vaisseaux dans les plantes grimpantes.

On pouvait se demander aussi si le mode de vie ne devait pas influencer la composition des éléments du bois, si par exemple les vaisseaux n'avaient pas une tendance à prédominer sur les fibres, ou bien si le contraire n'avait pas lieu.

Il résulte d'un grand nombre d'observations qu'il n'y a absolument rien de général à ce point de vue : la structure varie avec les espèces et nullement avec le mode de vie. A côté de plantes volubiles ayant un bois très riche en vaisseaux et très pauvre en fibres, j'ai trouvé bien des exemples d'une disposition contraire; tel est le *Bauhinia speciosa* qui possède un bois très compact, telles sont les espèces grimpantes de *Strychnos* qui ont un bois ayant absolument la même structure que celui des espèces dressées.

B. *Éléments libériens.* — Le même raisonnement de MM. Westermaier et Ambronn s'applique aux éléments du liber, et en particulier à la dimension des vaisseaux grillagés. Mais je dois dire que, si dans le paragraphe qui précède les auteurs sont restés dans le domaine des faits, dans celui-ci, comme dans ceux qui vont suivre, nous nous trouvons sur le terrain des pures hypothèses.

Partant de ce fait, que les exemples classiques destinés à la démonstration de la structure des tubes cribreux sont empruntés aux Cucurbitacées, aux *Vitis* et autres plantes grimpantes, les auteurs concluent que « sans recherches entreprises sur les plantes grimpantes, on peut vraisemblablement appliquer ce fait aux plantes voisines » et, partant de là, ils donnent une

liste de plantes grimpantes, où le diamètre des tubes cribreux est, paraît-il, très grand. Cette liste est d'ailleurs assez courte, ce qui est regrettable, car bien des plantes grimpantes ou volubiles ont des vaisseaux grillagés étroits, ou tout au moins ne sont-ils pas plus larges que ceux des autres espèces de la famille à port ordinaire. Ainsi toutes les Clématites et les *Lonicera*, quel que soit leur mode de vie, ont un liber absolument identique : les vaisseaux grillagés du *Lonicera tartarica* ne sont pas plus étroits que ceux du *L. Caprifolium*. Sans doute les éléments du liber sont très gros dans les Cucurbitacées, mais c'est un fait, en somme, assez isolé. Ainsi, dans les plantes aquatiques, les vaisseaux grillagés sont souvent volumineux : ceux du *Menyanthes trifoliata* sont beaucoup plus larges que ceux de toutes les autres Gentianées. Les vaisseaux grillagés des *Stapelia*, plantes grasses, et, par suite, rien moins que volubiles, sont les plus larges de ceux de toute la famille, qui possède cependant des plantes grimpantes. Ai-je besoin de rappeler que dans bon nombre de rhizomes de Monocotylédones, les vaisseaux grillagés ont le plus souvent un très grand diamètre? Il n'y a donc, quoi qu'on en dise, aucun rapport entre la structure du liber et le mode de vie.

MM. Westermaier et Ambronn vont encore plus loin. Étant donné que les éléments du liber transportent les matières nutritives, il importe que ces éléments soient protégés d'une façon toute particulière. Les anomalies des Sapindacées, des Bignoniacées et des *Strychnos*, qui ont du liber dans le bois, seraient les exemples les plus frappants de cette protection particulière. Mais l'anomalie des *Strychnos* existe aussi bien chez ceux qui grimpent que chez ceux qui ont des tiges dressées. En outre, il me semble que les exemples les plus frappants relativement à la protection du liber auraient dû être empruntés aux végétaux qui ont du liber dans la moelle, puisque ici la protection est réalisée dans ce cas par toute la zone ligneuse. Il est vrai que dans les familles qui possèdent ces formations médullaires, on trouve relativement peu d'espèces grimpantes ou volubiles. Ainsi donc, on voit par ce qui pré-

cède, que la structure et la position particulière que peuvent présenter les éléments libériens échappent à toute relation physiologique.

C. *Rayons médullaires et parenchyme ligneux.* — Ces éléments sont chargés de transporter les hydrates de carbone dans les différents organes de la plante. Ils seraient construits chez la plupart des plantes grimpantes autrement que chez les plantes dressées. Ils seraient notamment plus nombreux et auraient souvent une largeur plus considérable. Mes observations ne m'ont rien révélé relativement au plus grand nombre des rayons médullaires dans les plantes volubiles. La disposition de ces éléments m'a toujours paru indépendante du mode de vie. Quant à la largeur, il serait trop long de vouloir citer tous les exemples de plantes dressées ayant des rayons médullaires très larges. Dans les Pipéracées ligneuses les rayons médullaires sont partout très larges, même en comprenant dans ce groupe les *Saururus* et les *Chloranthus*. Dans les Ménispermées, les rayons médullaires sont aussi larges dans le *Cocculus laurifolius* que dans toutes les autres plantes grimpantes de la famille. Dans le *Phytolacca dioica*, les rayons médullaires ont aussi de très grandes dimensions. En outre, dans le *Wisteria sinensis*, les rayons médullaires sont fort peu nombreux et surtout très étroits, de sorte que la masse ligneuse est presque homogène. Enfin il est fort douteux que le développement du parenchyme ligneux subisse l'influence du mode de vie, car, s'il est des organes dans lesquels ce tissu soit développé, ce sont surtout les racines. Je me contenterai de signaler les racines de Polygonées, de Composées et surtout de Malvacées (*Althæa officinalis*), dans lesquelles le bois des faisceaux secondaires est très pauvre en vaisseaux, tandis qu'il est au contraire très riche en parenchyme.

On le voit, cette nouvelle conclusion des auteurs allemands est plus controuvée encore que les deux premières. Les déclarations de MM. Crüger et Fritz Müller, qui « ont dit que les

rayons médullaires étaient assez généralement répandus chez les plantes grimpantes » ont suffi pour étayer cette théorie.

D. *Appareil tégumentaire.* — Cet appareil est assurément le moins modifié par le mode de vie, quoi qu'aient pu en dire MM. Schwendener, Westermaier et Haberlandt (1). L'appareil tégumentaire est constitué d'une façon à peu près identique pour une famille ou tout au moins pour une tribu donnée, et cette identité se conserve pour toutes les plantes, quelle que soit leur manière d'être : seuls, les changements de milieu sont susceptibles de produire des modifications et des altérations très profondes. Dans les plantes aquatiques, en effet, l'appareil tégumentaire se réduit en grande partie, disparaît même souvent assez complètement. Une foule d'exemples empruntés à des familles très diverses appuient surabondamment ma manière de voir. J'expose seulement ceux qui me paraissent les plus caractéristiques.

Dans les Aristolochiées, on observe un péricycle fibreux très épais : ce péricycle se présente, avec les mêmes caractères, sous une épaisseur aussi grande, aussi bien dans l'*Aristolochia Sipho* et l'*A. tomentosa* que dans l'*A. Clematitis*, qui n'est pas une espèce grimpante.

Dans les Cucurbitacées, le péricycle est très large, en grande partie parenchymateux, mais cependant scléreux contre l'endoderme de manière à constituer une gaine ayant une ou deux rangées d'épaisseur. Cette gaine se présente chez toutes les espèces de la famille, aussi bien dans l'*Ecballium Elaterium* que dans toutes les autres espèces de la famille.

Dans les Ménispermées, le péricycle est encore tout particulier; il est fibreux à l'extérieur et forme un arc plus épais au dos de chaque faisceau. Mais il est conforme dans toutes les espèces de la famille, soit volubiles, soit dressées. Celui du *Cocculus laurifolius* ne diffère en aucune façon du péricycle du *C. carolinus* ou du *Menispermum canadense*.

(1) Haberlandt (G.), *Physiologische Pflanzen Anatomie in Grundriss dargestellt*, 1 vol. in-8°, Leipzig, 1883.

Dans les Clématites grimpantes, l'appareil tégumentaire présente les mêmes caractères que dans le *Clematis recta*.

Dans les *Lonicera* dressés et volubiles, l'appareil protecteur constitué par le péricycle fibreux, se présente avec les mêmes caractères.

Dans le *Periploca græca*, les fibres du péricycle sont disposées en paquets isolés les uns des autres, absolument comme dans toutes les autres espèces de la famille.

MM. Westermaier et Ambronn signalent, comme une chose particulière, la présence d'une gaine fibreuse, formée aux dépens de la moelle et située à la partie interne des faisceaux de la tige. Mais cette gaine existe chez toutes les Pipéracées ligneuses en dehors même du mode de vie.

En résumé, on peut dire que dans l'état actuel de la science, toutes les causes de ces anomalies nous échappent complètement, et que les phénomènes qui les produisent ne peuvent être actuellement déterminés; il paraît bien démontré que la plupart des modifications que l'on peut observer dans la structure anatomique générale, aussi bien que dans l'histologie particulière des différents tissus de la tige, sont indépendantes du mode de vie.

Si maintenant l'on jette un coup d'œil sur les différents chapitres de notre première partie, qui correspondent à chacune des régions de la tige susceptibles de présenter des anomalies, il est facile de se convaincre que celles-ci n'ont aucun rapport, aucune relation avec les affinités systématiques. Car bien des familles, souvent très éloignées les unes des autres à tous les points de vue, présentent pourtant la même anomalie, et, d'un autre côté, il n'est pas rare de voir une seule et même famille présenter des anomalies très différentes. Enfin, dans un même groupe, il peut se rencontrer en même temps des plantes anormales et des plantes à structure régulière. Il est donc impossible de réunir, ou même seulement de rapprocher les végétaux, en s'appuyant sur le mode particulier d'anomalies que l'on peut constater chez eux.

Inversement, est-il possible de faire l'application de cette

étude à la classification, et jusqu'à quel point peut-il y avoir utilité à le faire? On s'est parfois mépris sur les intentions de ceux qui demandent à l'anatomie comparée un secours pour la connaissance des affinités naturelles, on les a mal compris, ou on a feint de croire qu'ils voulaient négliger la morphologie externe pour l'anatomie, voire même pour l'histologie comparée. Personne, ce nous semble, n'a admis une pareille exagération; nous n'avons donc pas à discuter ce point; mais il nous paraît que, pour employer le langage d'un des maîtres regrettés qui ont fondé l'anatomie comparée, « ..... dans certains cas où l'on risque de rester en état de doute, on peut, et, à mon avis, on doit avoir recours à l'examen des tissus constitutifs (1) ». En d'autres termes, dans bien des cas douteux, l'anatomie pourra nous renseigner sur la position systématique d'un végétal. De tout ce que nous avons dit pourtant, il résulte suffisamment que l'étude des anomalies de structure de la tige ne nous apprendra rien ou presque rien qui soit applicable à la systématique.

C'est ainsi que la famille des Cucurbitacées nous a présenté une plante, le *Zanonia sarcophylla*, dépourvu de faisceaux bi-collatéraux, et ayant, à partir d'un certain âge, tous ses faisceaux rangés sur un seul et même cercle. Or il est intéressant de constater que cette même plante s'éloigne beaucoup des autres Cucurbitacées, par ses caractères morphologiques; aussi n'y est-elle placée qu'avec doute, ou même la met-on dans une famille spéciale. C'est ainsi qu'Aug. de Saint-Hilaire a fait la famille des Nandhirobées pour les deux genres *Zanonia* et *Fevillea*, qu'A. L. de Jussieu ne les met qu'avec beaucoup de doute avec les Cucurbitacées, et que de Candolle en forme une tribu de la famille, toutes les autres plantes formant une deuxième tribu bien distincte. Enfin, Endlicher a constitué pour ces deux genres un ordre distinct, qui, avec celui des Cucurbitacées, forme sa classe des Péponifères.

(1) Duval-Jouve, *Des comparaisons histotaxiques* (*Mémoire de l'Académie des sc. de Montpellier*, 1871, p. 479).

Voilà donc un petit groupe qui s'éloigne des vraies Cucurbitacées, aussi bien par ses caractères anatomiques que par ses caractères morphologiques. Je crois donc qu'il y a lieu de distinguer ces deux genres, des Cucurbitacées proprement dites, et de les tenir pour un groupe voisin des Cucurbitacées, soit qu'on l'élève au rang de famille, soit qu'on le considère comme une tribu.

Dans la tribu des Viciées les faisceaux corticaux existent d'une façon générale et leur présence peut être donnée comme caractéristique de cette tribu. Or le *Cicer Arietinum*, qui s'éloigne des autres Viciées par bien des caractères, et qui n'est mis à cette place qu'avec beaucoup de doute, ne présente pas du tout de faisceaux corticaux. C'est donc une plante à mettre ailleurs que dans ce groupe.

Un autre exemple nous est fourni par les *Verbascum*, dont la place a toujours été fort indécise; en effet, les caractères morphologiques permettent de placer ce genre avec autant de raison dans les Solanées que dans les Scrofularinées. Certains auteurs ont même cru devoir le placer dans une famille spéciale servant de terme de passage entre les deux autres. Je crois que l'anatomie vient nettement trancher la question; les Solanées, *sans exception aucune*, sont toujours pourvues d'un liber médullaire, tandis que toutes les Scrofularinées ou presque toutes en manquent absolument. Or toutes les espèces du genre *Verbascum* que j'ai examinées, ne m'ont jamais présenté de formations libériennes dans la moelle. Dans ces conditions, il n'est pas douteux que le genre *Verbascum* n'appartienne nettement à la famille des Scrofularinées.

De même encore pour les Basellacées. Jusqu'ici on les a rapprochées du groupe des Chénopodées. Elles s'en éloignent pourtant au point de vue anatomique par deux caractères bien nets : l'absence de productions anormales dans le péricycle et l'apparition tardive d'un liber médullaire. Il est donc à peu près certain que les plantes de cette famille s'éloignent plus des Chénopodées qu'on ne l'avait cru tout d'abord par le seul examen des caractères morphologiques.

CONCLUSIONS

Les conclusions de ce travail sont tirées en partie de l'ensemble même des faits exposés; les autres s'appliquent seulement à certaines familles en particulier.

A. — *Conclusions générales.*

1° L'unité de plan de structure de la tige persiste au milieu de toutes les modifications ou variations que subit cet organe.

2° Les anomalies de structure sont indépendantes du mode de vie de la plante; rien ne permet aujourd'hui d'en déterminer les causes.

3° Au point de vue des modifications que peut subir la structure histologique des divers éléments composant les tissus on peut dire :

a. Que la composition du bois est indépendante du mode de vie, mais que d'une façon générale, le diamètre des vaisseaux est relativement plus considérable dans les plantes volubiles et grimpantes que dans les plantes à port ordinaire ;

b. Que le liber échappe en grande partie à cette dépendance, car, si certaines plantes volubiles ou grimpantes ont de très larges vaisseaux grillagés, il en est bien d'autres, végétant dans des conditions analogues, qui possèdent des vaisseaux grillagés très étroits ;

c. Que le développement plus ou moins exagéré du parenchyme ligneux et des rayons médullaires n'est en aucune façon sous la dépendance du mode de vie de la plante ;

d. Que l'appareil tégumentaire est assurément celui qui varie le moins sous l'influence des conditions de la végétation, pourvu que celle-ci soit considérée dans le même milieu : la structure de cet appareil est généralement identique dans une

famille donnée et elle ne varie pas, que la plante soit volubile ou dressée.

B. — *Conclusions particulières.*

La marche que nous avons toujours suivie dans nos recherches nous permet de fixer l'origine de bien des anomalies au sujet desquelles on n'avait guère émis que des hypothèses. Je n'énoncerai ici, et sous une forme très brève, que les points sur lesquels ce procédé de recherche me permet d'émettre une opinion différente de celle de mes devanciers, en renvoyant du reste à la discussion détaillée des faits.

1° Dans les Buxacées, les faisceaux corticaux ne se terminent pas dans l'écorce, ils se relient avec le cylindre central au nœud immédiatement inférieur à celui où se trouve la feuille dont ils émanent (p. 217).

2° Dans les Viciées, il y a deux sortes de vaisseaux corticaux : des faisceaux libéro-ligneux et des faisceaux péricycliques parenchymateux ou fibreux; les faisceaux péricycliques sont toujours situés sur les faces de la tige où a lieu l'insertion des feuilles; ils passent successivement en entier dans chacune d'elles et se reforment au point où le cylindre central se ferme; les faisceaux libéro-ligneux passent en tout ou en partie dans les feuilles (p. 218).

3° Dans les Mélastomacées, les faisceaux corticaux, lorsqu'ils existent, ne paraissent pas être en relation avec les feuilles; ils sont détruits en même temps que l'écorce au moment où celle-ci passe à l'état d'écorce crevassée (rhytidôme), par suite de la formation d'un liège péricyclique. On trouve en outre des faisceaux libériens ou libéro-ligneux médullaires plus ou moins développés chez toutes les plantes de cette famille; ils paraissent indépendants des feuilles (p. 223 et 276).

4° Les cercles concentriques libéro-ligneux corticaux qu'on observe surtout chez les Ménispermées, Légumineuses, Polygalées et Aristolochiées n'ont rien à voir avec le port de ces plantes. On les observe chez des lianes, aussi bien que chez des

plantes à tige dressée, et inversement plusieurs plantes grimpantes de ces familles ont des tiges parfaitement normales (p. 226 et 232).

5° On a souvent attribué à l'activité propre des faisceaux libéro-ligneux des productions qui ont leur origine dans le péricycle. Les faisceaux périphériques des Calycanthées prennent naissance dans le péricycle et y séjournent quelque temps. Plus tard, ils sont peu à peu repoussés au dehors et deviennent corticaux. C'est aussi dans le péricycle, et non dans le liber, que naissent les faisceaux périphériques des Phytolaccacées; il en est de même chez les Chénopodiacées et les Nyctaginées, parfois avec quelques différences de détail (p. 236, 245 et 246).

6° Les Aristolochiées peuvent être considérées comme normales; les faisceaux restent toujours séparés les uns des autres par de larges rayons médullaires. Dans certaines espèces, le bois est divisé en lobes plus ou moins profonds par la formation de rayons secondaires incomplets. Ces rayons sont produits par l'arrêt dans le fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse aux points où se forment les rayons (p. 248).

7° Dans les Strychnées, l'anomalie provient d'une irrégularité dans le fonctionnement de l'assise libéro-ligneuse; mais elle n'est en aucune façon le résultat de la production en certains de ses points de bois et de liber sur une seule et même face (p. 256).

8° Dans l'*Hexacentris coccinea* et certains *Thunbergia*, l'anomalie est due à ce fait que l'assise libéro-ligneuse se fragmente, et que les fragments ainsi formés se réunissent en une nouvelle assise continue par des cloisonnements dans le péricycle. Par suite, on a des îlots de liber inclus dans la masse ligneuse (p. 259).

9° Dans l'*Artemisia vulgaris* et certaines Composées voisines, on observe la formation d'une moelle périphérique secondaire entourant la moelle primaire située au centre même de la tige (p. 263).

10° En ce qui concerne le liber de la moelle, ce tissu fait

partie intégrante du faisceau dans la seule famille des Cucurbitacées : on peut conserver à ces faisceaux la qualification de bi-collatéraux. Pour toutes les autres familles, cette expression doit disparaître. On a simplement du liber médullaire, indépendant des faisceaux, et formé par les cloisonnements de certaines cellules de la moelle et non aux dépens du méristème primitif. Ce liber apparaît en même temps que le faisceau, ou bien un peu plus tard, ou encore seulement vers la fin de la période végétative. Il peut être accompagné ou non de fibres (p. 265).

11° Dans le *Tecoma radicans*, certaines Polygonées, Acanthacées (genre *Acanthus*) et Campanulacées, les faisceaux libéro-ligneux sont toujours le résultat du même processus. Il se forme dans la moelle des îlots de liber, qui présentent bientôt un méristème sur leur face externe. Celui-ci se différencie en bois vers l'extérieur, en liber vers l'intérieur. Par suite, ces faisceaux médullaires sont toujours orientés inversement ; ils peuvent demeurer séparés les uns des autres, ou se réunir plus ou moins jusqu'à former un cercle complet comme dans le *Campanula pyramidalis* (p. 279, 283, 287 et 289).

Ce travail, commencé au laboratoire de recherches de la Faculté des Sciences de Montpellier, a été terminé au laboratoire d'organographie et de physiologie du Muséum, où M. Van Tieghem m'a accueilli avec une bienveillance dont je suis heureux de pouvoir lui témoigner ma vive reconnaissance. J'adresse aussi à mon excellent maître, M. Flahault, l'expression de ma plus vive gratitude pour les excellents conseils qu'il n'a cessé de me donner pendant le cours de mes recherches.

Les Jardins des plantes de Montpellier et de Paris m'ont fourni presque tous mes matériaux d'étude ; les serres de ces riches établissements m'ont permis d'étudier les nombreuses lianes à tous les états de développement.

EXPLICATION DES FIGURES.

ep. Épiderme.
pc. Parenchyme cortical.
ed. Endoderme.
c. Cambium.
c.if. Cambium interfasciculaire.
c.s. Cambium subéreux.
b. Bois.
lb. Liber.
lb.m. Liber médullaire.
m. Moelle.
flb. Faisceau libéro-ligneux.
fv. Faisceau vasculaire.
fl. Faisceau libérien.
f.pr. Faisceau péricyclique.
f.cor. Faisceau libéro-ligneux cortical.
f.med. Faisceau médullaire.
pr. Péricycle.
pr.sc. Péricycle scléreux.
pr.par. Péricycle parenchymateux.
tc. Tissu conjonctif.

Planche XV.

Fig. 1-3. *Buxus sempervirens.* Faisceaux corticaux.

Fig. 1. Schéma de la tige, montrant la disposition des faisceaux corticaux.

Fig. 2. Faisceau cortical dans la partie inférieure de l'entre-nœud.

Fig. 3. Le même faisceau cortical à l'extrémité supérieure de l'entre-nœud. — *f.*, fibres ligneuses.

Fig. 4-8. *Pisum sativum.* Origine et nature des faisceaux corticaux. — *ff.*, faisceaux foliaires; *fr.*, faisceaux réparateurs; *f.pr.*, faisceau de péricycle; *f.cor.*, faisceau libéro-ligneux cortical.

Fig. 4. Structure de la tige au milieu de l'entre-nœud : l'écorce renferme deux faisceaux libéro-ligneux *f.cor.*, et deux faisceaux de péricycle *f.pr.*

Fig. 5. Départ d'un faisceau foliaire *ff.* et d'un faisceau de péricycle *f.pr.*

Fig. 6. Coupe de la tige au-dessus de l'insertion de la feuille : le cylindre central se referme. — *f.pr.*, faisceaux de péricycle détachés de chacun des faisceaux réparateurs *fr.*

Fig. 7. Structure de la tige après la reconstitution du cylindre central : le faisceau foliaire *ff.* et le faisceau de péricycle cortical *f.pr.* sont reformés.

Fig. 8. Dessin détaillé d'une portion de la figure 6.

Fig 9. *Calycanthus floridus.* Dessin d'un des quatre coins où débute la formation des massifs périphériques. — *ed.*, endoderme amylacé.

Fig. 10. *Centradenia grandiflora.* Schéma de la tige. Le tissu qui forme les ailes renferme plusieurs faisceaux corticaux concentriques, *f.cor.*

Planche XVI.

Fig. 11-13. *Centradenia rosea.*

Fig. 11. Structure d'une des ailes de la tige. — *ed.*, endoderme avec cristaux maclés; *pr.*, péricycle formé d'un seul rang de cellules.

Fig. 12. Portion de tige plus jeune; formation du cambium interfasciculaire *c.if.* en dehors du péricycle *pr.* — *ed.*, endoderme.

Fig. 13. Un des angles de la tige après la formation du liège péricyclique *l.* — b^2, bois secondaire entourant le bois primaire central b^1.

Fig. 14. *Melastoma rosea.* Le péricycle *pr.* se cloisonne et produit un cambium subéreux.

Fig. 15. *Bougainvillea spectabilis.* Le méristème *mer.* est passé en dehors du liber du faisceau libéro-ligneux *flb.*

Fig. 16. *Chenopodium Quinoa.* — *mer.*, méristème circulaire passant entre le liber et le bois du faisceau *flb.*; *c.*, cambium intrafasciculaire.

Fig. 17-18. *Ceropegia Sundersii.*

Fig. 17. Début de l'anomalie. — b^1, bois primaire; b^2, vaisseau représentant le début du bois secondaire.

Fig. 18. État plus avancé. Les îlots du bois secondaire b^2, situés en deux points diamétralement opposés, sont plus développés.

PLANCHE XVII.

Fig. 19. *Mirabilis Jalapa.* Le méristème *mer.* commence à passer en dehors du liber.

Fig. 20. *Aristolochia Sipho.* Bois d'un faisceau libéro-ligneux, découpé en lobes par des rayons médullaires secondaires rm^2, et tertiaires rm^3. — rm^1, rayons médullaires primaires.

Fig. 21-22. *Bauhinia speciosa.*

Fig. 21. Schéma d'une tige très jeune : tous les éléments sont disposés régulièrement autour de la moelle *m*; celle-ci a la forme d'une croix de Malte.

Fig. 22. Tige plus âgée : le contour extérieur du bois b^2 est devenu circulaire. Tous les autres éléments, liber *lb.*, péricycle *pr.* et parenchyme cortical *pc.* ont aussi un contour circulaire.

Fig. 23-24. *Strychnos nux-vomica.*

Fig. 23. Coupe transversale d'une tige de deux ans. — *pr.sc.*, péricycle scléreux; *lb.*, amas de liber.

Fig. 24. Le liber pénètre dans la masse ligneuse. — *pr.par.*, péricycle parenchymateux en voie de cloisonnement.

Fig. 25-27. *Thunbergia alata.*

Fig. 25-26. Schémas de la tige à deux âges différents.

Fig. 27. Un coin de la tige plus grossi. — *hyp.f.*, hypoderme fibreux; *ed.*, endoderme; le cambium *c.if.* commence à être repoussé vers l'intérieur de la tige.

PLANCHE XVIII.

Fig. 28-32. *Zanonia sarcophylla.*

Fig. 28. Schéma de tige jeune : les faisceaux sont sur deux rangs. — *fi.*, faisceaux intérieurs; *fe.*, faisceaux extérieurs plus petits.

Fig. 29. Schéma de la tige au moment de la formation du cambium interfasciculaire *c.if.*

Fig. 30. Formation du cambium interfasciculaire *c.if.* dans le péricycle.

Fig. 31. Tige âgée : les faisceaux *fe.* et *fi.* sont disposés sur un seul cercle.

Fig. 32. Un faisceau isolé : le bois *b.* ne présente pas de liber contre les trachées. — *m.*, moelle.

Fig. 33. *Hexacentris coccinea.* Coupe transversale d'une tige âgée. — b^1, bois primaire ; b^2, faisceaux de bois secondaire normaux ; *blb.*, lames alternantes de bois et de liber situées entre les faisceaux b^2.

Fig. 34. *Artemisia vulgaris.* Portion de la moelle. — m^1, moelle primaire ; m^2, moelle secondaire.

Fig 35. *Physalis Alkekengi.* — *lbm.*, amas de liber médullaire ; *pr.*, péricycle hétérogène.

Fig. 36. *Bryonia dioica.* Faisceau bi-collatéral très jeune. Tous les éléments de ce faisceau, *lb.*, *lbm.* et b^1, sont différenciés aux dépens du même procambium.

Planche XIX.

Fig. 37-38. *Datura Stramonium.*

Fig. 37. Tige très jeune. — b^1, bois des faisceaux libéro-ligneux ; *lbm.*, faisceau unique de liber médullaire.

Fig. 38. État plus âgé ; les faisceaux libériens de la moelle, *lbm.*, sont plus nombreux.

Fig. 39-40. *Calystegia Sepium.*

Fig. 39. Coupe transversale de la tige avec liber médullaire.

Fig. 40. Coupe transversale de tige très jeune : la moelle ne renferme pas de liber.

Fig. 41. *Centradenia grandiflora.* Une portion de la moelle. — *flb.*, faisceaux libéro-ligneux : les trachées, en petit nombre, sont entourées par le liber.

Fig. 42-43. *Tecoma radicans.*

Fig. 42. Schéma de la tige à la fin de la première année. — *bm.*, arcs de bois médullaire ; *lbm.*, arcs de liber médullaire.

Fig. 43. Tige très jeune. — b^1, bois primaire en voie de différenciation ; *m.*, moelle.

Fig. 44. *Acanthus mollis.* Début d'un faisceau médullaire. — *mer.*, méristème circulaire ; *lb.*, liber différencié aux dépens de la partie centrale de ce méristème.

Planche XX.

Fig. 45. *Tecoma radicans.* — *c.*, cambium extérieur au liber médullaire ; *c.if.*, cambium interfasciculaire.

Fig. 46-47. *Acanthus mollis.*

Fig. 46. — *c.*, cambium entourant le liber; *bm.*, bois médullaire produit à la face extérieure du cambium.

Fig. 47. Faisceau médullaire formé par la fusion de deux faisceaux voisins. — *b.*, portions vasculaires; *lbm.*, masse libérienne commune; *mer.*, méristème circulaire.

Fig. 48-49. *Rumex crispus.*

Fig. 48. Schéma d'une portion de la tige. — *flb.*, faisceau libéro-ligneux normal; *f.m.*, faisceau libéro-ligneux médullaire inverse; *tc.sc.*, gaine scléreuse commune aux deux faisceaux.

Fig. 49. Structure de l'ensemble des deux faisceaux. — *lbf.*, fibres libériennes; *lbm.*, liber du faisceau médullaire; *bm.*, bois de ce faisceau opposé au bois du faisceau normal *b.*

Fig. 50-51. *Campanula pyramidalis.*

Fig. 50. Début du cercle libéro-ligneux médullaire.

Fig. 51. État plus avancé : le cercle libéro-ligneux est complet. — *cs.*, cambium subéreux donnant naissance à un liège intra-médullaire.

RECHERCHES

SUR LES

VARIATIONS DE LA RESPIRATION

AVEC LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES

Par MM. Gaston BONNIER et Louis MANGIN

I. — Introduction.

Dans les études que nous avons précédemment publiées sur la respiration (1), nous avons mis en évidence cette loi que, dans des limites très étendues, le rapport des gaz échangés par cette fonction est indépendant des conditions extérieures, *pour un même individu, à un état déterminé de son développement*. Si nous avons insisté d'une manière particulière sur ces deux conditions, c'est que des expériences de contrôle nous avaient montré déjà combien la respiration peut varier suivant les divers états d'un même être; et, comme le développement n'est pas toujours synchronique chez les divers individus d'une même espèce, il pourrait s'ensuivre des variations dans les résultats, lorsqu'on passe de l'étude d'un être à celle d'un autre être, en apparence assez semblables au premier.

Pour chercher les lois de la respiration, à un état déterminé du végétal étudié, il nous a suffi de limiter la durée des expériences de manière qu'aucun changement sensible du développement ne se produise pendant la durée de l'expérimentation; mais, afin d'éviter toute confusion possible

(1) *Ann. sc. nat.*, *Bot.*, 6e série : t. XVII, p. 210; t. XVIII, p. 243; t. XIX p. 217.

entre l'influence des conditions extérieures sur le développement et l'influence immédiate de ces conditions sur la respiration, il nous a semblé utile d'entreprendre d'autres séries de recherches. Nous nous sommes proposé d'étudier les changements que présente la fonction respiratoire aux divers états de l'évolution d'un être ou d'un organe déterminé, dans les différentes époques de l'année.

C'est l'exposé de l'ensemble des résultats obtenus sur cette question pendant les saisons de deux années successives, qui fait l'objet de ce quatrième mémoire.

Rappelons d'abord que, lorsque nous avons repris les expériences de M. Godlewski sur des graines germant, au sujet desquelles nous avons rectifié ou généralisé les conclusions énoncées par ce physiologiste, et lorsque nous avons étudié, à divers états, la respiration de quelques tubercules ou rhizomes, nous avons publié déjà plusieurs résultats au sujet de la question qui nous occupe actuellement. Pour la période germinative par exemple, nous avons montré que la variation du rapport du volume de l'acide carbonique émis à celui de l'oxygène absorbé est un fait général; ce rapport des gaz échangés s'abaisse, passe par un minimum, puis s'élève ensuite graduellement, de telle sorte que la fixation d'oxygène a une valeur maxima au milieu de cette période du développement (1). Nous avons signalé aussi quelques variations observées dans l'étude de rhizomes, de bulbes ou de tubercules en voie d'évolution. Ces expériences n'avaient porté que sur la période où le végétal tout entier se développe rapidement en consommant des réserves déterminées; c'est alors que les phénomènes sont les plus nets, que les variations sont les plus grandes, les plus faciles à constater; mais, dans les autres périodes de l'évolution d'un être, il y avait à se préoccuper des changements physiologiques qui se produisent aux diverses saisons de l'année, soit chez les plantes annuelles, soit chez

(1) *Ann. sc. nat.*, *Bot.*, 6e série, t. XVIII, p. 381.

les plantes vivaces, chez les arbres à feuilles caduques et ceux à feuilles persistantes, ou bien encore avant la floraison et pendant la maturation des fruits. En général, ces changements se traduisent par des variations dans le phénomène respiratoire. Non seulement la respiration varie dans son intensité, mais dans sa nature même, et, quoique les variations soient ordinairement moins intenses et moins rapides que dans la période germinative, on peut dire d'une manière générale que la respiration varie avec le développement. Ces modifications se produisent non seulement avec l'évolution morphologique des organes, mais aussi avec leur évolution physiologique, si l'on peut s'exprimer ainsi.

Prenons quelques exemples pour mieux faire comprendre ce que nous entendons par là :

Considérons une feuille de Marronnier quelques semaines avant sa chute, alors qu'elle est encore entièrement verte et qu'aucune de ses folioles n'est flétrie ; elle est en apparence identique à ce qu'elle était deux mois auparavant : ses couleurs, ses dimensions sont les mêmes, le nombre et la nature de ses cellules n'ont pas sensiblement changé ; mais la feuille ne contient pas en égale proportion les substances qu'elle renfermait deux mois auparavant, et tandis qu'alors cette feuille était en communication directe avec le reste de la plante, maintenant cette communication se trouve presque complètement interrompue à la base du pétiole. Voilà deux états successifs d'un même organe, qui semblent identiques au point de vue du développement morphologique, et qui sont profondément différents si l'on considère l'évolution physiologique de l'organe. On comprend que le phénomène respiratoire pourra différer à ces deux états ; nous verrons, en effet, qu'il n'est pas le même.

Considérons maintenant une branche de Fusain du Japon : au mois de mai, on peut y trouver facilement deux feuilles en apparence exactement semblables, de mêmes dimensions, ayant toutes deux achevé leur croissance, la première âgée d'un an, et la seconde de deux ans. Ces deux feuilles, mor-

phologiquement semblables, sont à un état physiologique très différent : la première va accumuler des substances nutritives qui subsisteront pendant tout l'hiver et seront en partie employées au moment où se développera le bourgeon qui est à l'aisselle de la feuille ; la seconde, dont le bourgeon axillaire a déjà formé une branche feuillée, va s'isoler de la tige, se détacher et mourir. Voilà deux organes semblables, pris à la même époque, sur le même individu et qui diffèrent considérablement par les échanges nutritifs qui se produisent entre eux et le reste de la plante; là encore, cette différence peut se traduire par un changement dans la respiration.

On pourrait multiplier de pareils exemples; ceux que nous venons de citer suffisent pour montrer combien est délicate la définition de ce qu'on nomme « un état déterminé du développement ».

Pour arriver à préciser les diverses périodes de l'évolution d'un être ou d'un organe auxquelles correspondent les valeurs successives du rapport des gaz échangés par la respiration, plusieurs études sont nécessaires :

Lorsqu'il s'agit des plantes annuelles, il faut déterminer les valeurs du rapport depuis la graine qui commence à germer jusqu'à la mort de la plante ou jusqu'à la maturation des graines qu'elle a formées dans le cours de la saison.

Lorsqu'il s'agit d'un organe déterminé, tel qu'une feuille, il faut suivre les variations du phénomène respiratoire depuis sa naissance dans le bourgeon jusqu'à sa mort, alors même qu'elle est détachée de l'arbre.

Lorsqu'il s'agit d'organes aériens persistant pendant l'hiver, tels que les tiges des plantes ligneuses ou les feuilles persistantes, il faut suivre les variations de leur respiration pendant les mois successifs de l'année.

On voit quel nombre considérable d'expériences, même si l'on se borne à l'examen suivi de quelques espèces, entraîne la recherche d'un tel problème. Occupés d'autre part d'expériences sur l'action chlorophyllienne, il nous est impossible de donner la solution complète des diverses questions qui se

posent lorsqu'on étudie la variation de la respiration avec le développement; mais, dès à présent, les résultats que nous avons obtenus sur ce sujet nous semblent utiles à publier, ne serait-ce que comme un complément indispensable de nos études précédentes.

II. — Critique des méthodes.

Pendant que nous poursuivions nos recherches, MM. Dehérain et Maquenne publiaient des conclusions dans lesquelles ces auteurs infirment l'un des nombres que nous avons publiés.

Dans une note présentée le 11 mai 1885, à l'Académie des sciences, MM. Dehérain et Maquenne annoncent que, contrairement à ce que nous avons établi jusqu'ici, le rapport des volumes des gaz échangés est ordinairement plus grand que l'unité. Pour le Fusain, seule espèce citée, ce rapport serait, d'après ces auteurs, égal à 1,2 pendant le printemps et toute la saison d'été, tandis que dans nos expériences la même espèce nous a toujours fourni des valeurs ne dépassant pas l'unité et variant, pour la même époque, de 0,80 à 1.

MM. Dehérain et Maquenne formulent ainsi leurs conclusions :

« L'acide carbonique émis *surpasse l'oxygène absorbé*, ce qui démontre que les phénomènes respiratoires des feuilles ne consistent pas seulement en une transformation de l'oxygène absorbé en acide carbonique, mais encore en une production d'acide carbonique provenant des combustions internes semblables à celles qui prennent naissance dans les fermentations. »

Ces conclusions sont l'inverse de celles que publiaient naguère MM. Dehérain et Moissan sur le même sujet :

« La quantité d'oxygène absorbée par les feuilles *surpasse la quantité d'acide carbonique* produite : la différence est surtout sensible aux basses températures, qui paraissent favo-

riser, dans les plantés, la formation de produits incomplètement oxydés, tels que les acides végétaux (1). »

Dans un précédent Mémoire, nous avons montré que les conclusions de MM. Dehérain et Moissan n'étaient pas conformes aux résultats de leurs séries d'expériences. Nous allons maintenant examiner la nouvelle opinion de MM. Dehérain et Maquenne, et nous chercherons si elle mérite plus de créance. Pour cela, il est nécessaire de faire l'examen critique des méthodes.

1° *Méthodes employées.* — La méthode que nous avons employée jusqu'ici dans nos recherches sur la respiration, consiste à placer les plantes dans une atmosphère confinée dont on détermine la composition centésimale au début et à la fin de chaque expérience au moyen de prises de gaz.

Cette méthode a été récemment critiquée par MM. Dehérain et Maquenne. Dans la note citée plus haut et dans une note du 16 novembre 1885, ces auteurs remarquent que, lorsqu'on opère comme nous le faisons, on ne tient pas compte du gaz renfermé dans les lacunes, et, comme la teneur en acide carbonique y change à chaque instant, nos résultats sont de ce fait entachés d'erreurs dont nous ne connaissons pas la grandeur.

Pour éviter cette cause d'erreur, MM. Dehérain et Maquenne emploient dans leurs nouvelles recherches la méthode suivante que, pour abréger, nous appellerons la *méthode du vide*.

Elle consiste à placer les organes ou les fragments d'organes à étudier dans un tube fermant exactement et mis en communication avec une trompe à mercure. On fait le vide de manière à enlever non seulement l'air qui baigne la plante, mais encore les gaz des lacunes. On laisse alors rentrer l'air et on suppose avoir introduit de l'air pur dans tout le récipient, aussi bien autour des feuilles que dans les lacunes. Au bout d'un certain temps de séjour, on fait le vide une seconde

(1) *Ann. sc. nat., Bot.*, 5ᵉ série, t. XIX.

fois et l'on recueille la totalité du gaz pour la soumettre à l'analyse.

2° *Méthode de l'air confiné.* — La cause d'erreur signalée par MM. Dehérain et Maquenne, serait relative à l'air des lacunes dont nous ne tiendrions pas compte. De nombreux faits montrent que cette erreur, si elle existe, est négligeable. En effet, deux choses peuvent se produire dans les feuilles vivantes : ou bien la diffusion des gaz est assez rapide pour que la composition de l'atmosphère des lacunes soit à peu près la même que celle de l'air ambiant ; ou bien, ce qui paraît plus probable, la diffusion s'opérant lentement, il n'y a pas équilibre entre l'atmosphère externe et l'atmosphère interne, de sorte que l'air des lacunes est plus riche en acide carbonique et plus pauvre en oxygène que l'atmosphère environnante (1).

Dans le premier cas, l'équilibre osmotique existant entre l'air des lacunes et celui qui baigne les feuilles, nous ne commettons pas d'erreur puisque nous évaluons la composition centésimale de l'atmosphère au début et à la fin de l'expérience.

Dans le second cas, nous commettons une erreur, nous trouvons des volumes d'acide carbonique trop faibles et des volumes d'oxygène trop forts. Cherchons alors quelle est la valeur de cette erreur possible, en essayant de déterminer le volume de l'air des lacunes.

Pour y parvenir, nous avons pesé quelques feuilles après les

(1) Les expériences de MM. Gréhant et Peyrou paraissent montrer que l'acide carbonique domine dans le gaz des lacunes extrait à 50 ou à 100 degrés, c'est-à-dire à des températures qui sont au delà des limites de la vie normale pour les feuilles. Nous devons formuler quelques réserves au sujet de ces expériences, car les feuilles employées sont placées dans un milieu privé d'air et chauffées jusqu'à 50 degrés. Dans ces conditions, les feuilles continuent à dégager de l'acide carbonique, sans emprunter d'oxygène : c'est le phénomène de la fermentation propre. Par suite, une partie de l'acide carbonique dosé par MM. Gréhant et Peyrou doit avoir cette origine et n'existait pas dans les feuilles au moment de leur introduction dans l'appareil.

avoir détachées, puis nous les avons plongées dans l'eau en faisant le vide au-dessus du liquide de manière à remplacer aussi complètement que dans la méthode du vide, l'air des lacunes par de l'eau et nous avons de nouveau pesé les feuilles. La différence des deux poids, en supposant que la densité moyenne du tissu des feuilles soit à peu près égale à celle de l'eau, nous donne le poids de l'eau renfermée dans les lacunes et par suite approximativement le volume occupé par elles.

En opérant ainsi, nous avons trouvé que le volume d'air des lacunes est une fraction très faible de celui de la feuille et, comme les feuilles sont placées pour toutes nos expériences dans un volume d'air considérable, l'atmosphère des lacunes, en supposant même qu'elle soit entièrement formée par de l'acide carbonique, est négligeable dans les conditions où nous nous sommes placés.

D'autre part, si l'air des lacunes pouvait fausser nos résultats, il est certain que l'erreur commise sur la valeur du rapport devrait croître lorsque le volume d'air qui entoure les feuilles diminue, toutes choses égales d'ailleurs. Or, en opérant à la même époque avec des individus semblables, de poids différents, placés dans des volumes d'air variables, nous avons toujours obtenu les mêmes nombres pour la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$, comme le montrent les résultats suivants :

FUSAIN (*Evonymus japonicus*).

Rapport du volume des feuilles au volume total	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{18}$	$\frac{1}{22}$	$\frac{1}{20}$
Valeurs de $\frac{CO^2}{O}$	0,85	0,84	0,88	0,82

GENÊT (*Sarothamnus scoparius*).

Rapport du volume des feuilles au volume total	$\frac{1}{14}$	$\frac{1}{36}$	$\frac{1}{40}$	Hiver.
Valeurs de $\frac{CO^2}{O}$	0,64	0,66	0,65	
Rapport du volume des feuilles au volume total	$\frac{1}{6}$	$\frac{1}{16}$	$\frac{1}{20}$	Été.
Valeurs de $\frac{CO^2}{O}$	0,87	0,85	0,84	

TABAC (*Nicotiana Tabacum*).

Rapport du volume des feuilles au volume total........................	$\frac{1}{5}$	$\frac{1}{26}$	$\frac{1}{32}$	Été.
Valeurs de $\frac{CO^2}{O}$........................	0,77	0,77	0,79	

Les critiques que nous avaient adressées MM. Dehérain et Maquenne reposaient sur l'expérience suivante :

Dans un tube renfermant des feuilles de Fusain, ces auteurs ont fait deux prises successives avec la pompe à mercure ; la première prise a donné pour la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$: 1,05, et la deuxième prise : 1,40.

Nous avons répété ces expériences dans les mêmes conditions et l'analyse des gaz de deux prises successives nous a donné pour la première prise $\frac{CO^2}{O} = 0{,}99$ et pour la seconde prise $\frac{CO^2}{O} = 0{,}98$.

Ajoutons enfin, pour terminer cette critique, que MM. Dehérain et Maquenne fournissent eux-mêmes, dans la note du 2 novembre 1885 (1), la démonstration du fait que nous avons toujours soutenu, à savoir que l'air des lacunes est sans influence sensible sur le rapport $\frac{CO^2}{O}$. En effet, ces auteurs donnent les résultats d'analyses faites, les unes avec les feuilles purgées d'air, les autres avec des feuilles non purgées d'air; or les premières prises donnent exactement, par ces deux méthodes, le même rapport.

D'ailleurs, M. Boussingault, dans ses recherches sur les échanges gazeux entre la plante et l'extérieur, a trouvé les mêmes résultats en tenant compte de l'atmosphère des feuilles ou sans en tenir compte (2). M. Boussingault a ainsi montré que l'atmosphère des feuilles n'introduit pas d'erreur sensible dans les résultats.

Nous pouvons donc conclure de ce qui précède que la cause d'erreur attribuée à notre méthode par les auteurs que nous venons de citer est sans influence appréciable.

(1) *Comptes rendus*, 1885.
(2) Boussingault, *Agronomie*, t. III, p. 378 et t. IV, p. 269 et suivantes.

3° *Méthode du vide.* — La méthode du vide paraît d'abord plus simple et plus expéditive que la méthode de l'air confiné; elle comporte néanmoins des causes d'erreur qu'il faut connaître pour obtenir des résultats précis. En effet, lorsqu'on extrait les gaz au moyen d'une trompe à mercure, les feuilles se trouvant bientôt placées dans une atmosphère raréfiée où l'oxygène est en très faible quantité, la respiration normale cesse, ainsi que nous l'avons fait remarquer ailleurs (1), et la plante, par le phénomène de la fermentation propre, continue à dégager de l'acide carbonique sans absorber d'oxygène.

Donc, si le vide n'est pas fait très rapidement et si, d'autre part, la température des organes étudiés est assez élevée, on s'expose à doser un volume d'acide carbonique trop considérable et, par suite, on trouve pour le rapport $\frac{CO^2}{O}$ des valeurs trop fortes.

Nous nous sommes assurés qu'en extrayant les gaz *très rapidement*, cette cause d'erreur devient négligeable.

4° *Résultats obtenus simultanément par les deux méthodes.* — Pour montrer que la différence des méthodes ne peut changer la valeur de nos résultats, nous avons entrepris simultanément des expériences avec les deux méthodes, sur la même espèce, au même moment, avec des feuilles semblables.

C'est encore le Fusain du Japon qui nous a servi.

Ces expériences nous ont donné les mêmes nombres, et ces nombres sont ceux que nous avons publiés pour le Fusain au même état de développement.

On en jugera par le tableau suivant :

Feuilles adultes de Fusain du Japon (mai-juin 1885).

		Par notre méthode.	Par la méthode du vide.
Valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$....	à 0°	0,97	0,97
	à 15°	0,98	0,99
	à 35°	0,97	0,98

(1) *Ann. sc. nat., Bot.*, 6ᵉ série, t. XVII, p. 248.

5° *Procédé d'analyse. Contrôle des analyses.* — Nous avons effectué toutes les analyses par la méthode des absorbants au moyen de l'appareil dont nous avons donné la description dans un précédent mémoire.

Sans insister de nouveau sur les avantages que présente cet appareil au point de vue de la rapidité des analyses, nous discuterons les causes d'erreur que comporte la méthode des absorbants.

L'emploi de la potasse concentrée pour absorber l'acide carbonique n'a pas été critiqué ; mais on a depuis longtemps fait remarquer que, pour le dosage de l'oxygène, l'usage du pyrogallate de potasse offre quelques inconvénients. On a montré (1) que, pendant l'absorption de l'oxygène, ce réactif se décompose en partie et dégage de l'oxyde de carbone, dont la proportion peut aller jusqu'à 1 ou 2 centièmes du volume analysé. Par suite, le volume du gaz oxygène restant dans l'atmosphère est trop faible et l'on s'expose à compter l'oxyde de carbone comme de l'azote. Mais, d'autre part, on a également montré que le dégagement d'oxyde de carbone ne se produit d'une manière sensible qu'avec les dissolutions étendues ; il n'a pas lieu ou devient négligeable quand on emploie des solutions concentrées.

Nous ferons d'abord remarquer que la disposition même de notre appareil à analyses exige l'emploi de réactifs absorbants très concentrés et par suite nous place dans les conditions où l'erreur due au dégagement d'oxyde de carbone est négligeable. Nous ajouterons, en outre, que les nombreuses analyses d'air pur ne nous ont jamais révélé l'existence d'une cause d'erreur appréciable, car nous avons toujours trouvé la composition de l'air normal.

Néanmoins nous avons voulu que le contrôle de l'appareil

(1) Chevreul, cité par le suivant : Calvert, *Compt. rend.*, t. LVII, p. 873.
Cloëz, *ibid.*, p. 875.
Boussingault, *ibid.*, p. 885 et 891.
W. Thomas, *Chemical News*, t. XXXV, p. 191 et en extrait dans le *Bulletin de la Soc. chimique*, t. XXX, p. 165.

et des réactifs absorbants fût aussi complet que possible et nous avons comparé, grâce à l'obligeance de M. Schlœsing, l'analyse de masses d'air dont la composition centésimale était déterminée à la fois au moyen de notre appareil à analyses et au moyen de l'eudiomètre de Regnault, modifié par M. Schlœsing, où, comme on sait, le dosage de l'oxygène s'effectue par l'hydrogène.

Nous avons trouvé des résultats concordants et par suite on peut accorder toute confiance aux analyses faites par le procédé que nous employons.

6° *Contrôle des méthodes, emploi du manomètre.* — L'identité des résultats obtenus par les deux méthodes pourrait suffire pour justifier les nombres que nous avons déjà publiés. Cependant, pour ne laisser aucun doute dans l'esprit, nous avons voulu contrôler les méthodes d'expérimentation par une disposition *excluant les analyses*.

Cette disposition consiste à adapter à l'atmosphère confinée dans laquelle séjournent les plantes, un manomètre à air libre qui indique, par les dénivellations de la colonne mercurielle, les moindres variations de pression de la masse gazeuse.

Si la température est maintenue constante, trois choses pourront se produire dans le récipient emprisonnant les plantes :

1° Le volume de l'oxygène absorbé sera égal au volume d'acide carbonique dégagé ; le niveau du mercure dans les deux branches du manomètre demeurera constant dans ces conditions ;

2° Le volume d'oxygène absorbé sera plus grand que le volume d'acide carbonique exhalé ; par suite, la pression de la masse gazeuse diminuera et le niveau du mercure montera dans la branche fermée ;

3° Le volume d'oxygène absorbé sera plus petit que le volume d'acide carbonique produit ; par suite, la pression de la masse gazeuse augmentera et le niveau du mercure s'élèvera dans la branche ouverte.

Ainsi, par l'examen du manomètre seul, on peut, sans faire aucune analyse, affirmer que le rapport des gaz échangés est plus grand, égal ou plus petit que l'unité.

En ce qui concerne le Fusain, par exemple, pour lequel le rapport serait égal à 1,2 d'après MM. Dehérain et Maquenne, et en opérant à la même époque que ces auteurs, nous avons toujours vu le niveau du mercure, dans le manomètre, demeurer constant ou accuser une diminution de pression : le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est donc inférieur ou égal à l'unité, pour cette espèce.

Le manomètre ne permet pas seulement de prévoir, avant toute analyse, le valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$, il permet encore, à la fin de chaque expérience, de contrôler les résultats des analyses.

Nous pouvons rapporter quelques-unes des expériences que nous avons entreprises à titre de contrôle.

Expérience n° 66 (*Tabac*), 13 *juin* 1885. — Deux feuilles, pesant 14 grammes, sont placées à 11 h. 5 m. dans un appareil muni d'un manomètre à air libre; le volume de l'air confiné est de 75 centimètres cubes. A 11 h. 55 m., on fait la prise d'air après avoir lu les dénivellations données par le manomètre.

Le volume initial de l'air analysé est représenté par 743^d,0; après la potasse il devient 715^d,0; après le pyrogallate de potasse il est égal à 595^d,0. Par suite la composition centésimale de l'atmosphère finale est :

$$\begin{aligned} CO^2 &= 3,76 \\ O &= 16,15 \\ Az &= 80,09 \end{aligned}$$

En raison de la contraction de volume subie par l'atmosphère, la teneur en oxygène aurait dû être au début :

$$O = 21,03$$

par suite, les gaz échangés sont, en centièmes :

$$\begin{aligned} + CO^2 &= 3,76 \\ - O &= 4,88 \end{aligned}$$

La contraction de la masse gazeuse est donc 1,12 et la diminution de pression qu'elle provoque égale

$$\frac{1,12 \times 765}{100} = 8^{mm},60$$

D'autre part, la température étant restée constante à 17°,5 et la pression étant 765 millimètres au début et à la fin, le manomètre marquait au début 82mm,70, dans la branche fermée et dans la branche ouverte ; à la fin de l'expérience, la branche fermée marque 78 millimètres, et la branche ouverte 87mm,40.

La diminution de pression lue est donc

9mm,40

peu différente, comme on le voit, de la diminution de pression calculée par l'analyse.

Ce résultat montre que le rapport des gaz échangés par la respiration des feuilles de Tabac est, au mois de juin, notablement inférieur à l'unité.

Expérience n° 45 (*Fusain du Japon*). — Nous avons voulu aussi contrôler pour le Fusain, au moyen du manomètre, les résultats de l'analyse. Trois feuilles de Fusain pesant 3gr,2, ont été placées le 23 mai à 10 h. 40 m. dans l'atmosphère confinée, à une température constante de 15 degrés; à 11 h. 40 m. on a mis fin à l'expérience en faisant une prise de gaz.

La température, la pression barométrique sont restées respectivement constantes à 15 degrés et à 765 millimètres; le mercure des deux branches du manomètre, qui marquait, au cathétomètre, 80 millimètres, n'a pas non plus varié. On peut donc déjà conclure de là que le rapport des gaz échangés égale l'unité ou se trouve très voisin de ce nombre.

En effet, le volume initial de l'air analysé étant 765d,0, devient après la potasse 754d,5, et après le pyrogallate 606d,0. Par suite la composition centésimale de l'air à la fin de l'expérience est :

$$CO^2 = 1,37$$
$$O = 19,41$$
$$Az = 79,22$$

Le volume des gaz échangés est donc en centièmes :

$$+ CO^2 = 1,37$$
$$- O = 1,39$$

et le rapport $\frac{CO^2}{O} = 0,98$

Ce résultat montre, comme dans l'expérience précédente,

l'accord qui existe entre notre méthode d'expérimentation et le contrôle manométrique (1).

En résumé, soit par l'emploi simultané des deux méthodes, soit par le contrôle des analyses au moyen du manomètre, nous avons rigoureusement vérifié les chiffres que nous avons publiés jusqu'ici et ceux qui sont inscrits dans ce mémoire.

III. — Variations du rapport des gaz échangés.

Nous commencerons l'exposé des résultats obtenus au moyen des méthodes précédentes, par le compte rendu des expériences faites sur trois espèces déterminées, aux diverses époques de leur développement.

Ces trois espèces sont :

1° Le *Fusain du Japon*, dont les feuilles persistantes ont été étudiées au point de vue qui nous occupe, à des âges très variés, dans les diverses saisons ;

2° Le *Genêt*, dont les rameaux verts, persistant pendant l'hiver, ont été mis en expérience dans cette saison et aux diverses époques de leur développement annuel, y compris la floraison et la formation des fruits ;

3° Le *Tabac*, suivi depuis sa germination jusqu'à sa fructification et à son dépérissement en hiver.

(1) Nous ne nous sommes pas préoccupés, dans toutes ces expériences de contrôle, de maintenir les plantes étudiées à la même température, car, ainsi que nous l'avons démontré à plusieurs reprises, le rapport des gaz échangés par la respiration est indépendant de la température, à un moment donné. Tout récemment, MM. Dehérain et Maquenne, dans une note présentée à l'Académie des Sciences le 16 novembre 1885, ont vérifié nettement cette indépendance du rapport des gaz échangés avec les conditions extérieures et par suite ont démontré, après nous, l'inexactitude des résultats et des conclusions publiées en 1876, par MM. Dehérain et Moissan.

Nous n'avons pas parlé dans l'examen critique qui précède d'une « méthode de compensation » proposée par MM. Dehérain et Maquenne, car il est indispensable, pour en discuter le principe et l'application, d'attendre que les auteurs de cette méthode en aient donné, dans un mémoire étendu, l'exposé plus détaillé.

1° Fusain du Japon

(Evonymus japonicus).

Le détail des expériences que nous avons faites au printemps avec des branches de cette espèce a déjà été publié (1).

A cette époque de l'année (mars-avril), et pour des branches portant des feuilles développées de l'année précédente, le rapport des gaz échangés est très voisin de l'unité. On peut dire qu'à ce moment l'oxydation par le phénomène respiratoire n'est pas sensible; nous avons trouvé, en effet, pour ces branches feuillées de Fusain du Japon, que les valeurs du rapport des gaz échangés sont les suivantes :

$$29 \text{ mars } \frac{CO^2}{O} = 0,97$$
$$— \quad = 0,90$$
$$— \quad = 0,94$$
$$2 \text{ avril } \quad = 0,97$$

On voit ainsi qu'au printemps, la valeur du rapport est, pour ces feuilles, voisine de l'unité.

Des branches feuillées, prises sur le même individu et portant des feuilles de l'année, ont été étudiées au point de vue de la respiration, le 21 novembre de la même année. Voici quels ont été les résultats obtenus :

Expérience n° 35. — 30 grammes de branches avec feuilles de l'année ont été placées à l'obscurité dans 600 centimètres cubes d'air, le 21 novembre à 6 h. 30 m. du soir. La prise de gaz a été faite le 22 novembre à 9 heures du matin. L'analyse du gaz a donné : volume initial : $754^d,0$; après la potasse : $718^d,0$; après le pyrogallate $604^d,5$, ce qui donne pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 4,77$; $O = 15,05$; $Az = 80,18$. Le volume d'oxygène pour 100 aurait dû

(1) *Ann. sc. nat.*, *Bot.*, t. XIX, p. 217.

être : $O = 21,05$. Le calcul des résultats, fait ainsi que nous l'avons ndiqué (1), donne donc :

$$+ CO^2 = 4,77$$
$$- O = 6,00$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,79$$

Expérience n° 36. — Les mêmes branches feuillées sont de nouveau placées à l'obscurité dans 600 centimètres cubes d'air, le 22 novembre à 4 heures du soir. La prise a été faite le 23 novembre à 8 h. 45 m. du matin. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $747^d,0$; après potasse : $712^d,0$; après pyrogallate : $598^d,0$; ce qui donne pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 4,68$; $O = 15,26$; $Az = 80,06$. Or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être : $O = 20,92$, on a donc :

$$+ CO^2 = 4,68$$
$$- O = 5,66$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,82$$

Le résultat est analogue à celui de l'expérience n° 35. Il en résulte que le rapport des gaz échangés, voisin de l'unité au printemps, est notablement inférieur en automne. Il se produit dans cette dernière saison, une oxydation importante par la respiration.

Voici d'ailleurs une expérience du mois de décembre de la même année qui confirme les nombres précédents :

Expérience n° 37. — 27 grammes de branches de Fusain, portant des feuilles de l'année, ont été placés à l'obscurité dans 450 centimètres cubes d'air, le 12 décembre 1884, à 10 h. 40 m. du matin. A 2 heures du soir, le même jour, la prise de gaz a été faite et analysée. Volume initial : $738^d,5$; après potasse : $722^d,0$; après pyrogallate : $589^d,0$. D'où pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 2,23$; $O = 18,01$; $Az = 79,76$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,44$, on a donc :

$$+ CO^2 = 2,23$$
$$- O = 2,93$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,76$$

(1) *Ann. sc. nat.*, *Bot.*, t. XIX, p. 288.

Le rapport est encore plus petit que l'unité, et sa valeur est voisine de celle obtenue en novembre, pour les branches du même arbuste.

Les expériences suivantes, faites à la fin de l'hiver et au printemps de l'année d'après, ont donné les nombres ci-dessous :

Expérience n° 38. — 19 grammes de branches feuillées, avec feuilles de l'année précédente et jeunes bourgeons de l'année commençant à se développer, ont été placés à l'obscurité dans 380 centimètres cubes d'air le 25 février 1885, à 10 h. 15 m. du matin. La température est restée à 22 degrés. A 1 h. 45 m. la prise de gaz a donné par l'analyse : volume initial : 735^d^,0 ; après potasse : 705^d^,0 ; après pyrogallate : 583^d^,5 ; d'où pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 4,08$; $O = 16,53$; $Az = 79,39$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,80$, on a donc :

$$+ CO^2 = 4,08$$
$$- O \quad = 4,27$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,95$$

Expérience n° 39. — Des branches de Fusain, portant des feuilles de l'année passée, ont été placées dans les mêmes conditions que les précédentes, le 17 avril 1885, à 8 h. 50 m. du matin, à la température de 21 degrés. La prise de gaz, faite à 1 h. 40 m., a été analysée. Volume initial : 743^d^,0 ; après potasse : 688^d^,0 ; après pyrogallate : 588^d^,5 ; d'où la composition centésimale des gaz à la fin était : $CO^2 = 7,40$; $O = 13,40$; $Az = 79,20$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,80$, on a donc :

$$+ CO^2 = 7,40$$
$$- O \quad = 7,40$$
$$\frac{CO^2}{O} = 1,00$$

Ainsi nous retrouvons, pour les branches portant des feuilles analogues, les mêmes résultats en avril 1885 que ceux obtenus en avril 1884, et, si les dates ne se correspondent pas exactement, pour des rapports égaux, cela tient simplement à ce que la saison était, en 1884, relativement en avance sur 1885.

Quoi qu'il en soit, ce qui est important à mettre en évi-

dence et ce que montre déjà clairement cette série de neuf expériences successives, faites du printemps 1884 au printemps 1885, c'est que le rapport des gaz échangés dans le phénomène respiratoire est variable, chez une même espèce, avec les divers états du végétal aux différentes saisons de l'année. C'est ce que nous avons fait remarquer en avril 1885 dans une note présentée à l'Académie des sciences (1).

Ainsi donc, même pour une plante qui, comme le Fusain du Japon, possède des feuilles persistantes, toujours à un état en apparence semblable, et dont l'aspect change peu aux diverses époques de l'année, on constate que la respiration qui est la même à un état donné, varie aux divers états du développement des branches feuillées. C'est ce que les expériences que nous avons déjà publiées sur la respiration de ces mêmes branches, à l'obscurité, n'avaient pu nous faire voir; car ces expériences avaient toutes été faites à peu près à la même époque, lorsque le Fusain était au même degré de son évolution physiologique et morphologique.

Nous avons, en effet, d'après les résultats précédents, les valeurs suivantes du rapport des gaz échangés :

	Valeur de $\frac{CO^2}{O}$.
29 mars 1884.	1,00
2 avril 1884.	0,97
21 novembre 1884.	0,79
12 décembre 1884.	0,76
25 février 1885.	0,95
17 avril 1885.	1,00

On pourrait dire, d'après ces nombres, que d'une manière générale, le rapport des gaz échangés s'abaisse dans l'intervalle de deux printemps successifs et qu'entre ces deux époques (où sa valeur est égale à 1 environ, pour le Fusain) il y a oxydation par le seul fait de la respiration, oxydation qui passe par un maximum.

(1) *Comptes rendus*, 1885.

Le rapport des gaz échangés, indépendant de l'influence immédiate des circonstances extérieures, est une constante à un moment donné; mais comme ce rapport n'est pas le même à tous les états de la plante, il vaut mieux employer le mot *maximum spécifique* pour caractériser la respiration d'une espèce donnée que le mot « constante spécifique » que nous avions employé dans notre précédent mémoire et qui peut donner lieu à une fausse interprétation.

Remarquons maintenant que les expériences précédentes faites sur des branches feuillées ont porté sur des feuilles d'âges différents et parfois sur des feuilles qui étaient à la fois de l'année précédente et de l'année même. Les résultats obtenus se rapportent à l'ensemble de la respiration pour les parties aériennes de l'arbuste, mais on peut se demander comment varie la respiration d'une feuille depuis sa naissance jusqu'à sa mort. Un certain nombre de nos expériences se rapportent à cette question. Citons les suivantes :

Expérience n° 40. — Des bourgeons de Fusain du Japon, venant d'éclore, d'une longueur moyenne de 3 centimètres, pesant ensemble $2^{gr},9$, ont été mis, à l'obscurité, dans $17^{cc},5$ d'air, à 26 degrés, de 9 h. 30 m. à 10 h. 40 m. du matin, le 27 février 1885. La prise de gaz, faite à 10 h. 40 m., a donné : volume initial : $718^{d},5$; après potasse : $639^{d},5$; après pyrogallate : $579^{d},5$; d'où la composition centésimale des gaz à la fin était : $CO^2 = 11,00$; $O = 8,35$; $Az = 80,65$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,19$, on a donc :

$$\begin{aligned} + CO^2 &= 11,00 \\ - O &= 12,84 \end{aligned}$$

$$\frac{CO^2}{O} = 0,84 \text{ (27 février).}$$

Expérience n° 41. — 22 grammes de feuilles de l'année, provenant de bourgeons semblables à ceux de l'expérience n° 40, ont été placés, le 2 mai 1885, dans 400 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, la température étant maintenue à $15°,5$. L'expérience a duré de 10 h. 50 m. du matin à 2 h. 15 m. du soir. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $743^{d},0$; après potasse : $725^{d},0$; après pyrogallate : $591^{d},0$; d'où la composition centésimale des gaz, à la fin, était : $CO^2 = 2,42$; $O = 18,03$;

Az = 79,55; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : O = 20,88, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 2,42 \\ - O \quad = 2,85 \\ \hline \end{array}$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,84 \text{ (2 mai).}$$

Expérience n° 42. — Des feuilles de l'année, pesant 2gr,7, ont été mises, le 23 mai 1885, dans 22 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, de 10 h. 50 m. à 11 h. 20 m. du matin, à la température constante de 15 degrés. Résultat de l'analyse des gaz, à la fin de l'expérience : volume initial : 731d,5; après potasse : 716d,0; après pyrogallate : 581d,0; d'où, pour la composition centésimale des gaz, à la fin : CO^2 = 1,97; O = 18,45; Az = 79,58; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : O = 20,90, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 1,97 \\ - O \quad = 2,45 \\ \hline \end{array}$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,80 \text{ (23 mai).}$$

On voit que pour les feuilles jeunes, de l'année, le rapport est resté inférieur à l'unité, tandis qu'à la même époque les feuilles de l'année précédente donnaient un rapport égal ou presque égal à l'unité. On trouvera par exemple (voy. expérience n° 45) que des feuilles de Fusain, prises au même moment, mais de l'année précédente, ont donné le même jour

$$\frac{CO^2}{O} = 0,98 \text{ (23 mai).}$$

L'expérience suivante montre que, pour les feuilles comparables, le rapport s'abaisse encore un peu en été et jusqu'en hiver.

Expérience n° 43. — 25 grammes de feuilles de Fusain, de l'année, ont été placées dans 400 centimètres cubes d'air, à l'obscurité et à la température de 22 degrés, de 2 h. 45 m. à 5 h. 15 m. du soir, le 13 août 1885. Les résultats de l'analyse des gaz ont été les suivants : volume initial : 776d,0; après potasse : 758d,5; après pyrogallate : 619d,0; d'où la

compostion centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 2,25$; $O = 17,96$; $Az = 79,79$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,94$; on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 2,25 \\ - O \quad = 2,98 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = 0,75 \text{ (13 août).} \end{array}$$

On peut placer à la suite de cette expérience celle du n° 37, citée plus haut, qui portait exclusivement sur des feuilles de l'année, à la date du 12 décembre. On aurait donc à cette date pour les mêmes feuilles que celles des expériences précédentes :

$$\frac{CO^2}{O} = 0,76 \text{ (12 décembre).}$$

Au mois de février, toujours pour les mêmes feuilles, le rapport semble s'élever déjà, comme l'indique le résultat qui suit :

Expérience n° 44. — $1^{gr},6$ de feuilles de Fusain, placé dans 17 centimètres cubes d'air, a été exposé à la température de 12 degrés environ. L'analyse a donné : volume initial : $741^d,0$; après potasse : $720^d,0$; après pyrogallate : $591^d,0$; d'où pour la composition centésimale de l'air, à la fin : $CO^2 = 2,83$; $O = 17,40$; $Az = 79,77$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,93$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 2,83 \\ - O \quad = 3,54 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = 0,79 \text{ (13 février).} \end{array}$$

On pourrait placer, à la suite de cette expérience, l'une de celles du mois de mars citée plus haut (p. 330) et qui porte encore uniquement sur des feuilles de l'année précédente. On aurait ainsi, en suivant les mêmes feuilles de Fusain :

$$\frac{CO^2}{O} = 0,97 \text{ (29 mars).}$$

L'expérience déjà citée (n° 39), faite sur des feuilles de l'année précédente, au moment où les bourgeons de l'année actuelle vont se développer, donne un nombre voisin du maximum pour le rapport des gaz échangés :

$$\frac{CO^2}{O} = 1,00 \text{ (17 avril).}$$

Ce rapport reste au voisinage du maximum pendant le printemps, ainsi que l'indiquent les quatre expériences citées page 330, et l'expérience suivante :

Expérience n° 45. — Des feuilles de Fusain, de l'année précédente, pesant $3^{gr},2$, ont été mises le 23 mai dans 16 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, à une température constante de 15 degrés, de 10 h. 40 m. à 11 h. 40 m. du matin. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $765^d,0$; après potasse : $754^d,5$; après pyrogallate : $606^d,0$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin de l'expérience : $CO^2 = 1,37$; $O = 19,41$; $Az = 79,22$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,80$, on a donc :

$$+ CO^2 = 1,37$$
$$- O = 1,39$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,98 \text{ (23 mai).}$$

Mais ces mêmes feuilles modifient encore une fois leur respiration à l'automne de la seconde saison, au moment où elles vont se détacher et mourir.

Expérience n° 46. — Trois feuilles de Fusain, encore complètement vertes, provenant de bourgeons éclos en 1884, prêtes à se détacher de la branche, pesant $1^{gr},5$, ont été placées dans 11 centimètres cubes d'air à 24 degrés, à l'obscurité, de 10 heures du matin à 5 heures du soir, le 29 octobre. Les résultats de l'analyse sont : volume inital : $570^d,0$; après potasse : $540^d,0$; après pyrogallate : $459^d,0$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin de l'expérience : $CO^2 = 5,28$; $O = 14,21$; $Az = 80,51$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,08$, on a donc :

$$+ CO^2 = 5,28$$
$$- O \ \ = 6,92$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,76 \text{ (29 octobre).}$$

On peut résumer l'ensemble des résultats fournis par les expériences que nous venons de citer dans le tableau suivant :

FUSAIN DU JAPON			
DATES.		ÉTAT DES FEUILLES.	RAPPORT $\frac{CO^2}{O}$.
1re saison..	27 février...	Bourgeons éclos..............	0,85
	2 mai.......	Feuilles développées..........	0,84
	23 mai......	Id.	0,80
	13 août.....	Id.	0,75
	12 décembre.	Id.	0,76
2e saison..	13 février...	Id.	0,79
	29 mars.....	Feuilles à l'aisselle desquelles éclosent les bourgeons.......	0,97
	17 avril.....	Id.	1,00
	23 mai......	Feuilles situées au-dessous des branches nouvelles..........	0,98
	29 octobre..	Feuilles prêtes à se détacher..	0,76

Ainsi, en laissant de côté les variations individuelles, puisque ce n'est pas la même feuille qui a pu être suivie pendant

deux saisons, on peut néanmoins déduire de ces faits quelques conclusions générales. On voit que pour une feuille, depuis son épanouissement dans le bourgeon jusqu'à sa mort, le rapport des gaz échangés, toujours plus petit que l'unité pendant la première saison de son existence, s'abaisse en été, reste voisin du minimum jusqu'en hiver, puis se relève pour atteindre le maximum, voisin de 1, au printemps de l'année suivante ; ensuite, le rapport s'abaisse de nouveau jusqu'au moment où la feuille tombe.

En somme, les parties aériennes du Fusain du Japon, puisqu'elles portent le plus souvent deux sortes de feuilles à la fois, ont une respiration dont le résultat total est une oxydation pour la plante.

Ce n'est qu'avant l'apparition des bourgeons du printemps, vers le mois de mars ordinairement, qu'on peut constater l'égalité complète entre l'oxygène absorbé et celui que renferme l'acide carbonique exhalé.

2° Genêt

(*Sarothamnus scoparius*).

L'étude du Genêt n'a pu être faite, comme celle du Fusain, en prenant toujours les mêmes individus croissant à la même localité ; aussi ne faut-il pas considérer, pour suivre le développement, les dates des expériences, mais plutôt l'état morphologique de l'évolution de cet arbrisseau pendant la saison.

Il est évident que la date ne peut pas servir d'une manière absolue à déterminer l'état de la végétation d'une partie donnée de la plante. Les divers individus de la même espèce sont à des stades du développement plus ou moins avancés au même moment dans des localités différentes, et aussi, comme on sait, dans la même localité.

C'est ainsi que des branches de Genêt récoltées successivement le 16 décembre à Fontainebleau, le 24 février dans la

forêt de Marly-le-Roi et le 3 mars à Chaville, ont présenté des états de développement différents. L'examen de ces diverses branches, au moment où elles ont servi aux expériences, montrait, par l'aspect seul des bourgons, que les Genêts recueillis le 24 février à Marly, en une station où la végétation était précoce, étaient beaucoup plus avancés que ceux récoltés huit jours plus tard à Chaville. Or, les différences qu'on peut observer dans le phénomène respiratoire tiennent à l'évolution de la plante, et dans des expériences successives faites sur ces branches, il faudra placer celles du 3 mars avant celles du 24 février.

Ces difficultés écartées, on verra que l'ensemble de nos recherches sur le Genêt peuvent fournir déjà des conclusions générales, car les expériences nombreuses, faites aux dates les plus variées, ont été réalisées avec des branches présentant des états morphologiques très différents. C'est ainsi que nous avons successivement étudié cette plante lorsqu'elle est sans feuilles et que ses tiges et ses bourgeons sont pour ainsi dire à l'état de vie ralentie, au moment où les bourgeons grossissent, lorsqu'ils sont éclos et quand les feuilles sont développées; puis au moment de la floraison, à l'époque où les fruits mûrissent, à celle où les graines sont desséchées et enfin à l'automne quand les feuilles tombent.

Prenons pour point de départ le milieu de la période hibernale, alors que le Genêt n'a que des rameaux verts garnis de bourgeons à l'état de repos.

Expérience n° 47. — Des branches de Genêt, pesant 45 grammes, venant d'être cueillies le 16 décembre 1884 et ne portant ni feuilles ni bourgeons en voie de développement, sont placées, à l'obscurité, dans 650 centimètres cubes d'air, à une température de 15 degrés, de 6 heures du soir à 10 heures du matin. L'analyse des gaz donne les résultats suivants; volume initial : $759^d,0$; après potasse : $699^d,0$; après pyrogallate : $627^d,0$; d'où la composition centésimale des gaz à la fin : $CO^2 = 7,90$; $O = 9,48$; $Az = 82,62$. Or, comme la proportion pour 100 d'oxygène aurait dû être $O = 21,70$, on a donc :

$$+ CO^2 = 7,90$$
$$- O = 12,22$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,64 \text{ (16 décembre).}$$

On constate donc une forte oxydation à cette époque par le seul fait de la respiration. C'est ce que montre encore l'expérience suivante, qui porte sur des branches de Genêt récoltées beaucoup plus tard, mais presque au même état morphologique, c'est-à-dire sans feuilles et sans que les bourgeons soient sensiblement plus gros qu'ils ne l'étaient sur les branches de l'expérience n° 47.

Expérience n° 48. — 20 grammes de branches de Genêt, à peu près au même état que celles du n° 47, provenant de Genêts recueillis le 3 mars à Chaville, sont placées dans 720 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, de 11 h. 35 du matin à 3 heures du soir, la température étant de 15 degrés. L'analyse des gaz donne : volume initial : 741d,5 ; après potasse : 729d,0 ; après pyrogallate : 592d,0 ; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin de l'expérience : $CO^2 = 1,68$; $O = 18,47$; $Az = 79,85$. Or, comme la proportion d'oxygène pour 100 aurait dû être : $O = 20,96$, on a donc :

$$+ CO^2 = 1,68$$
$$- O = 2,49$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,66 \text{ (* 3 mars).}$$

Des Genêts récoltés huit jours auparavant, mais dans une localité où la végétation était plus avancée, comme on l'a fait remarquer plus haut, ont fourni les résultats ci-après :

Expérience n° 49. — L'expérience porte sur des branches de Genêt ayant leurs bourgeons déjà grossis, de dimensions linéaires trois fois plus considérables en moyenne que les bourgeons des branches de l'expéreince n° 48, provenant de Genêts récoltés le 24 février dans la forêt de Marly, à une localité où la végétation était relativement avancée. 25 grammes de branches, portant leurs bourgeons grossis, sont placés dans 400 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, à une température qui a varié de 18 à 14 degrés. L'expérience a duré de 7 h. 15 m. du soir à

9 h. 30 m. du matin. Analyse des gaz : volume initial : $727^d,5$; après potasse : $640^d,0$; après pyrogallate : $592^d,0$; d'où pour la composition centésimale de l'air final : $CO^2 = 12,02$; $O = 6,60$; $Az = 81,32$. Or, comme la proportion d'oxygène pour 100 aurait dû être : $O = 21,35$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 12,02 \\ - O \quad = 14,75 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = \quad 0,82 \text{ (24 février).} \end{array}$$

On voit que le rapport des gaz échangés augmente au printemps, au moment où les bourgeons commencent à se développer. C'est ce que montre encore une expérience analogue :

Expérience n° 50. — 25 grammes de branches de Genêt, analogues aux précédentes (exp. n° 49), sont placés dans les mêmes conditions, et pendant le même temps. Volume initial : $745^d,0$; après potasse : $655^d,0$; après pyrogallate : $602^d,5$; d'où pour la composition centésimale de l'air, à la fin : $CO^2 = 12,08$; $O = 7,04$; $Az = 80,88$. Or, comme la proportion d'oxygène pour 100 aurait dû être : $O = 21,23$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 12,08 \\ - O \quad = 14,19 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = \quad 0,85 \text{ (24 février).} \end{array}$$

Des branches de Genêt, avec des bourgeons un peu plus avancés dans leur développement, donnent presque les mêmes nombres :

Expérience n° 51. — Des branches de Genêt, pesant $1^{gr},7$, cueillies le 11 mars 1885, ont été mises le même jour dans 20 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, à 17 degrés. Analyse des gaz : volume initial : $726^d,5$; après potasse : $685^d,0$; après pyrogallate : $579^d,5$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 5,71$; $O = 14,52$; $Az = 79,75$; or, les gaz, au début, auraient dû contenir $O = 21,94$. On a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 5,71 \\ - O \quad = 6,42 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = 0,88 \text{ (11 mars).} \end{array}$$

Les résultats sont encore les mêmes pour des branches portant des bourgeons en voie d'éclosion, recueillies à la fin du mois de mars de la même année, à la même localité.

Expérience n° 52. — 30 grammes de branches de Genêt, portant des bourgeons en éclosion, ont été placés, à l'obscurité, le 23 mars 1885, dans 400 centimètres cubes d'air, à la température constante de 15 degrés, de 10 h. 10 m. du matin à 2 heures du soir. Analyse des gaz : volume initial : $740^d,0$; après potasse : $705^d,0$; après pyrogallate : $590^d,0$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 4,73$; $O = 15,54$; $Az = 79,73$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,92$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 4,73 \\ \quad O \;\; = 5,38 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,88 \text{ (23 mars).} \end{array}$$

Expérience n° 53. — 30 grammes de branches analogues, placées le même jour dans les mêmes conditions, ont donné pour l'analyse des gaz : volume initial : $736^d,5$; après potasse : $701^d,5$; après pyrogallate : $587^d,0$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 4,75$; $O = 15,54$; $Az = 79,71$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,92$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 4,75 \\ - O \;\; = 5,38 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,88 \text{ (23 mars).} \end{array}$$

Le rapport ne semble pas dépasser 0,9 comme valeur maxima au printemps, car des Genêts portant de jeunes feuilles et d'autres ayant toutes leurs feuilles développées donnaient des valeurs analogues, plutôt moins élevées, ainsi que le montrent les expériences suivantes faites au mois d'avril :

Expérience n° 54. — Des branches de Genêt, portant de très jeunes feuilles, ont été mises dans l'obscurité le 18 avril, de 2 h. 10 m. à 4 h. 10 m. du soir, à la température de 25 degrés. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $775^d,0$; après potasse : $706^d,0$; après pyrogallate : $624^d,0$; d'où pour la composition centésimale de l'air, à la fin :

$CO^2 = 8,90$; $O = 10,58$; $Az = 80,52$; or, comme le volume de l'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,13$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 8,90 \\ \underline{- O = 10,55} \\ \dfrac{CO^2}{O} = 0,84 \text{ (18 avril).} \end{array}$$

Expérience n° 55. — Des branches de Genêt, avec leurs feuilles développées, mais sans fleurs, pesant 30 grammes, cueillies le 28 avril 1885, ont été mises dans 300 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, à la température de 19 degrés, de 10 heures du matin à 3 heures 45 m. du soir. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $746^d,0$; après potasse : $687^d,0$; après pyrogallate : $600^d,5$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 7,90$; $O = 11,59$; $Az = 80,51$; or, comme le volume pour 100 d'oxygène aurait dû être au début : $O = 21,13$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 7,90 \\ \underline{- O = 9,54} \\ \dfrac{CO^2}{O} = 0,82 \text{ (28 avril).} \end{array}$$

Ce sont encore des nombres voisins de ce maximum qui ont été obtenus avec des Genêts feuillés portant des boutons et des fleurs épanouies, comme le montrent les expériences n° 56 et n° 57.

Expérience n° 56. — Des branches de Genêt portant des boutons et des fleurs épanouies, venant d'être cueillies le 16 mai 1885, pesant 16 grammes, ont été placées dans 450 centimètres cubes d'air, à l'obscurité, à une température constante de 14 degrés, de 9 h. 10 m. du matin à 2 h. 5 m. du soir. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $741^d,5$; après potasse : $717^d,0$; après pyrogallate : $591^d,0$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 3,30$; $O = 17,00$; $Az = 79,70$; or, comme le volume pour 100 d'oxygène aurait dû être au début : $O = 20,92$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 3,30 \\ \underline{- O = 3,92} \\ \dfrac{CO^2}{O} = 0,84 \text{ (16 mai).} \end{array}$$

Expérience n° 57. — Des branches de Genêt venant d'être cueillies,

ont été placées, le 16 mai 1885, dans les mêmes conditions que les précédentes. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $746^d,5$; après potasse : $734^d,5$; après pyrogallate : $594^d,0$; d'où pour la composition centésimale des gaz, à la fin : $CO^2 = 1,60$; $O = 18,82$; $Az = 79,58$; or, comme le volume pour 100 d'oxygène aurait dû être au début : $O = 20,90$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 1,60 \\ - O \quad = 2,08 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,80 \text{ (16 mai).} \end{array}$$

Au mois de juin, beaucoup de branches de Genêt avaient déjà leurs fleurs toutes fanées, et portaient des gousses vertes en voie de maturation. Le rapport des gaz échangés est alors plus faible, l'oxydation par la respiration augmente, ainsi que le montrent les nombres qui suivent.

Expérience n° 58. — Des branches de Genêt, portant 16 gousses en voie de formation ayant une longueur de 4 centimètres, ont été cueillies le 7 juin 1885. Ces branches, pesant 14 grammes, sont mises le même jour dans 560 centimètres cubes d'air, de 10 heures du matin à 1 h. 50 m. du soir, à une température de 26 degrés, à l'obscurité. L'analyse des gaz a donné : volume initial : $732^d,0$; après potasse : $714^d,0$; après pyrogallate : $587^d,5$; d'où pour la composition des gaz, à la fin : $CO^2 = 2,48$; $O = 17,29$; $Az = 80,23$; or, comme le volume pour 100 d'oxygène aurait dû être au début : $O = 21,06$, on a donc :

$$\begin{array}{l} + CO^2 = 2,48 \\ - O \quad = 3,78 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,65 \text{ (7 juin).} \end{array}$$

Au mois de juillet, des branches portant des fruits presque mûrs, ou au commencement de septembre, des branches de Genêt portant des fruits complètement desséchés, donnent des nombres analogues :

Expérience n° 59. — Des branches de Genêt portant des fruits presque mûrs sont placées à l'obscurité, de 4 h. 10 m. du soir (3 juillet) à 9 h. 15 m. du matin (4 juillet), à une température de 21 degrés. L'analyse

des gaz a donné : volume initial : 736^d,5 ; après potasse : 704^d,5 ; après pyrogallate : 591^d,0 ; d'où pour la composition des gaz, à la fin : CO^2 = 4,34 ; O = 15,41 ; Az = 80,25 ; or, comme le volume pour 100 d'oxygène aurait dû être au début : O = 21,07, on a donc :

$$+ CO^2 = 4,34$$
$$- O = 5,66$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,77 \text{ (3 juillet).}$$

Expérience n° 60. — Trois branches de Genêt portant encore toutes leurs feuilles vertes et ayant leurs gousses desséchées, de 5 centimètres de longueur, ont été placées dans 12 centimètres cubes d'air, le 6 septembre 1885, de 9 heures du matin à 2 h. 15 m. du soir, à l'obscurité, à une température de 12 degrés environ. L'analyse des gaz donné : volume initial : 590^d,0 ; après potasse : 580^d,5 ; après pyrogallate : 469^d,5 ; d'où pour la composition des gaz, à la fin : CO^2 = 1,61 ; O = 18,81 ; Az = 79,58 ; or, comme le volume initial pour 100 d'oxygène aurait dû être au début : O = 20,88, on a donc :

$$+ CO^2 = 1,61$$
$$- O = 2,07$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,77$$

On peut résumer l'ensemble des résultats fournis par les expériences précédentes dans le tableau suivant.

GENÊT		
DATES.	ÉTAT DES BRANCHES.	RAPPORT $\frac{CO^2}{O}$.
16 décembre ..	Pas de feuilles, bourgeons non éclos..........	0,64
* 3 mars (1)...	Pas de feuilles, bourgeons non éclos..........	0,66
24 février.....	Pas de feuilles, bourgeons grossis............	0,82
24 février.....	Pas de feuilles, bourgeons grossis............	0,85
11 mars	Pas de feuilles, bourgeons en voie d'éclosion..	0,88
23 mars.......	Pas de feuilles, bourgeons se développant.....	0,88
23 mars.......	Pas de feuilles, bourgeons se développant.....	0,88
18 avril.......	Jeunes feuilles développées................	0,84
28 avril.......	Feuilles développées........................	0,82
16 mai........	Feuilles et fleurs............................	0,84
16 mai........	Feuilles et fleurs............................	0,80
7 juin.........	Feuilles et fruits jeunes......................	0,65
3 juillet.......	Feuilles et fruits presque mûrs...............	0,77
6 septembre...	Feuilles et fruits desséchés..................	0,77

(1) Voy., p. 340, pourquoi ces dates sont interverties.

On voit que le maximum du rapport $\frac{CO^2}{O}$ semble voisin de 0,9; il y a donc toujours oxydation par la respiration chez le

Genêt. Ce maximum a lieu, comme pour le Fusain, au printemps, au moment où éclosent les bourgeons. A partir du moment de la floraison le rapport s'abaisse de plus en plus, et passe, en hiver, par un minimum qui paraît voisin de 0,6.

3° Tabac

(*Nicotiana Tabacum*).

Pour l'étude de la variation de la respiration avec le développement d'une plante annuelle, nous avons pris comme exemple le Tabac. La respiration de cette plante a été examinée aux différents stades de son évolution. Chez une plante annuelle, l'existence est de courte durée, la forme générale et la constitution changent rapidement avec l'âge; aussi est-ce surtout l'état morphologique qui nous a servi à définir une époque donnée du développement du végétal.

Les graines germant, les plantules un peu plus âgées, les feuilles de la plante à un état plus avancé, les fleurs, les fruits ont été étudiés successivement. Parlons d'abord des résultats obtenus pour l'étude des parties végétatives.

Si l'on prend, en premier lieu, des graines de Tabac qui ont trempé dans l'eau, puis qu'on les expose à l'air, on a, au début de la germination :

Expérience n° 61. — Des graines de Tabac trempées pendant trente heures, sont disposées en une couche mince à l'intérieur d'un tube fermé contenant 11 centimètres cubes d'air. La température étant maintenue à 24 degrés, à l'obscurité, l'expérience a duré de 10 heures du matin à 5 heures du soir. L'analyse du gaz a donné : volume initial, $578^d,0$; après potasse, $547^d,0$; après pyrogallate, $480^d,0$; d'où la composition des gaz, à la fin, était : $CO^2 = 5,36$; $O = 11,59$; $Az = 83,05$; or, comme le volume de l'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,80$; on a donc :

$$\begin{array}{r} + CO^2 = 5,36 \\ - \ O = 9,21 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,58 \end{array}$$

Une expérience (nº 61) faite sur des plantules de Tabac de 1 centimètre de longueur en moyenne a donné la valeur 0,54 pour le rapport des gaz échangés. D'autres expériences (nºs 62 et 63) ont fourni des valeurs plus élevées, à une période avancée de la germination.

Pour des plants de Tabac très développés, les expériences ont d'abord porté sur les feuilles venant d'être cueillies, prises parmi les feuilles de grandeur moyenne, vers le milieu de la plante. Voici les résultats de quelques expériences faites au moment où la plante commence à fleurir :

Expérience nº 64. — 14 grammes de feuilles de Tabac, cueillies le 6 juin 1885, sont mis immédiatement dans 450 centimètres cubes d'air, à la température de 26°,5, à l'obscurité, de 2 h. 5 m. à 5 h. 5 m. du soir. L'analyse du gaz a donné : volume initial, 749d,0; après potasse, 737d,0; après pyrogallate, 596d,0, d'où, pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 1,60$; $O = 18,82$; $Az = 79,58$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,90$, on a donc :

$$\begin{array}{r} + CO^2 = 1,60 \\ - \ O = 2,08 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = 0,79 \end{array}$$

Expérience nº 65. — 14 grammes de feuilles semblables, placées dans les mêmes conditions que celles de l'expérience nº 64, ont fourni les résultats suivants. L'analyse des gaz a donné : volume initial, 742d,5; après potasse, 727d,0; après pyrogallate, 591d,0; d'où, pour la composition des gaz, à la fin : $CO^2 = 2,08$; $O = 18,32$; $Az = 79,60$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,90$, on a donc :

$$\begin{array}{r} + CO^2 = 2,08 \\ - \ O = 2,58 \\ \hline \frac{CO^2}{O} = 0,80 \end{array}$$

Des résultats analogues sont obtenus avec des feuilles plus grandes, alors que le pied de Tabac est en pleine floraison, comme l'indique l'expérience nº 66 citée plus haut, page 327, et qui donne pour deux feuilles de Tabac :

$$+ CO^2 = 3,76$$
$$- O = 4,88$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,77$$

La respiration a encore le même caractère quand on opère avec des feuilles prises à l'automne sur des pieds de Tabac dont les fruits sont passés :

Expérience n° 66 bis. — 140 grammes de feuilles de Tabac, cueillies le 11 novembre, ont été placés, à l'obscurité, dans 3 litres d'air, de 10 heures du matin à 3 h. 45 m. du soir, à la température de 15 degrés. L'analyse des gaz a donné : volume initial, $757^d,0$; après potasse, $730^d,0$; après pyrogallate, $606^d,5$; d'où, pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 3,56$; $O = 16,31$; $Az = 80,13$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,03$, on a donc :

$$+ CO^2 = 3,56$$
$$- O = 4,72$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,75$$

Les expériences nos 67 et 68 (13 novembre), faites dans des conditions analogues, ont fourni le même résultat 0,75. Citons encore l'expérience suivante :

Expérience n° 69. — Des feuilles de Tabac, pesant 102 grammes, cueillies le 15 novembre, ont été immédiatement placées à l'obscurité dans $3^{lit.}$, 700 d'air, de 6 h. 10 m. du soir à 9 h. 10 m. du matin, le lendemain. La température a varié de 18 à 12 degrés. L'analyse des gaz a donné : volume initial, $771^d,0$; après potasse, $743^d,0$; après pyrogallate, $618^d,5$; d'où, pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 3,63$; $O = 16,14$; $Az = 80,23$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,07$, on a donc :

$$+ CO^2 = 3,63$$
$$- O = 4,93$$
$$\frac{CO^2}{O} = 0,73$$

D'autres recherches ont été faites sur les fleurs et les fruits

en voie de formation : elles ont fourni, pour le rapport des gaz échangés, des valeurs différentes de celles que donnaient les feuilles.

Citons d'abord une expérience faite avec les fleurs.

Expérience n° 70. — Une inflorescence de Tabac, pesant 21 grammes, comprenant 19 fleurs épanouies et 20 boutons, cueillie le 10 juin, a été placée dans 300 centimètres cubes d'air, à la température de 22 degrés, de 2 heures à 5 h. 50 m. du soir. L'analyse des gaz a donné : volume initial, $740^d,5$; après potasse, $677^d,0$; après pyrogallate, 594^d0; d'où, pour la composition des gaz à la fin : $CO^2 = 8,57$; $O = 11,20$; $Az = 81,04$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 21,07$, on a donc :

$$\begin{array}{r} + CO^2 = 8,57 \\ - \ O = 9,87 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,87 \end{array}$$

On voit que le rapport obtenu est plus élevé que tous ceux qu'avaient donnés les feuilles aux âges les plus divers de la plante. Les fruits en voie de maturation donnent, pour le rapport, un nombre encore plus grand, ainsi que le font voir les résultats suivants.

Expérience n° 71. — 50 grammes de fruits de Tabac en voie de formation ont été placés, le 28 juillet, dans 300 centimètres cubes d'air, à la température de 24 degrés, de 12 h. 5 m. à 2 h. 10 m. L'analyse des gaz a donné : volume initial, $736^d,5$; après potasse, $678^d,0$; après pyrogallate, $587^d,0$; d'où, pour la composition des gaz, à la fin : $CO^2 = 7,94$; $O = 12,35$; $Az = 79,71$; or, comme le volume d'oxygène pour 100 aurait dû être au début : $O = 20,92$, on a donc :

$$\begin{array}{r} + CO^2 = 7,94 \\ - \ O = 8,57 \\ \hline \dfrac{CO^2}{O} = 0,92 \end{array}$$

En somme, pendant son existence tout entière, le Tabac présente, dans son ensemble, des variations pour le rapport des gaz échangés, qui peuvent être résumées ainsi ;

TABAC.

DATES.	ORGANES ÉTUDIÉS.	VALEUR du rapport $\frac{CO^2}{O}$.
»	Graines germant	0,58
»	Plantules de 1 centimètre	0,54
»	Plantules plus avancées	0,62
6 juin	Feuilles	0,79
6 juin	Feuilles	0,80
10 juin	Fleurs	0,87
28 juillet	Fruits en formation	0,92
»	Feuilles pendant la floraison	0,77
11 novembre	Feuilles	0,75
13 novembre	Feuilles	0,75
15 novembre	Feuilles	0,73

On voit que, pour cette plante annuelle suivie pendant tout son développement, la valeur du rapport des gaz échangés passe par un minimum (voisin de 0,5) pendant la période germinative, puis par un maximum pendant la suite du développement. Ce maximum, qui, pour les feuilles, semble ne pas dépasser 0,8, a des valeurs plus élevées pour les fleurs et surtout pour les fruits en voie de maturation. Remarquons enfin que, d'une manière générale, on peut dire que chez cette espèce, il y a toujours oxydation par le fait seul de la respiration.

4° Autres espèces.

De nombreuses expériences ont été faites sur d'autres espèces que celles dont il vient d'être question ; mais elles n'ont pu être suivies, pour toutes les plantes, pendant la saison entière. Sans donner les détails de ces expériences, nous nous bornerons à citer les résultats d'un certain nombre d'entre elles.

1° *Lierre* (*Hedera Helix*). — Les branches feuillées du Lierre ont été étudiées, à diverses époques de l'année, en même temps que les branches de Fusain. Les résultats généraux sont sensiblement les mêmes, comme l'indiquent les nombres suivants :

Expérience n° 12.	(15 mai 1884).......	Feuilles de l'année...	$\frac{CO^2}{O} = 1,00$
Expérience n° 72.	(19 novembre 1884)..	Feuilles de l'année...	= 0,80
Expérience n° 73.	(1er décembre 1884)..	Feuilles de l'année...	= 0,84
Expérience n° 74.	(28 janvier 1885).....	Feuilles de 1884.....	= 0,85
Expérience n° 75.	(18 avril 1885).......	Feuilles de 1884.....	= 0,97
Expérience n° 76.	(18 avril 1885).......	Feuilles de 1884.. ..	= 1,03
Expérience n° 77.	(13 juin 1885).......	Feuilles de 1884 (un peu jaunât., prêtes à tomb.)	= 0,77

On voit par ces nombres que, sauf les variations individuelles, la même feuille doit présenter vers les deux printemps successifs les maxima de la valeur du rapport.

Mais il faut bien remarquer que l'on ne peut donner ces chiffres comme représentant exactement les valeurs maxima du rapport pour une même feuille. C'est ce que montrent les expériences suivantes, faites au même moment avec des individus différents :

(28 janvier 1885). feuilles jeunes.	*Expérience* n° 78.....	$\frac{CO^2}{O} = 0,90$
	Expérience n° 79.....	= 0,84

Les branches feuillées n'étaient pas les mêmes dans ces deux expériences, tandis que l'expérience n° 80, faite de nouveau avec les mêmes branches de Lierre qui avaient servi à l'expérience n° 79, a donné sensiblement le même nombre (0,85).

Citons encore l'expérience n° 80 du 28 mai, qui nous a donné pour une branche feuillée de Lierre, une valeur du rapport notablement supérieure à l'unité. Pour cet individu le maximum pouvait être voisin de 1,2.

En somme, quoique la même branche de Lierre n'ait pas été suivie pendant toute l'année, les résultats précédents font voir que le rapport des gaz échangés se modifie suivant les saisons, d'une manière analogue aux variations observées chez le Fusain du Japon.

2° *Pin maritime* (*Pinus maritima*). — Le Pin maritime dont les branches feuillées avaient donné en mai 1884 (expériences n°s 14 à 19) des valeurs voisines de 0,85, a présenté aussi un abaissement du rapport pendant l'hiver. C'est ainsi que l'expérience n° 81, du 13 décembre 1884, fournit la valeur 0,72 pour le rapport $\frac{CO^2}{O}$. Le rapport paraît ensuite pouvoir s'élever au-dessus de 0,85, puis semble s'abaisser de nouveau en été (expériences n°s 82 et 83).

3° *Houx* (*Ilex aquifolium*). — Quelques expériences ont été faites sur le Houx, de novembre 1884 à février 1885. Là encore, on constate un abaissement du rapport à la fin de l'automne et en hiver. En effet, le 22 novembre, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ n'était plus égal qu'à 0,67 ou 0,64 (expériences n°s 84 et 85) et les 11 et 14 février, ce rapport n'avait encore que les valeurs voisines de 0,75 (expériences n°s 86 à 89) (1).

(1) Il est intéressant de rapprocher des résultats obtenus en étudiant le Fusain du Japon ou en général les arbustes à feuilles persistantes, les nombres donnés par M. Boussingault, dans ses recherches sur la respiration des feuilles (*), faites avec le Laurier rose, qui a donné les valeurs suivantes pour le rapport :

	$\frac{CO^2}{O}$ d'après M. Boussingault.
31 juillet	0,96
21 août	0,93
10 septembre	0,89

On voit que ces résultats confirment ceux que nous avons obtenus.

(*) Boussiganult, *Agronomie, Chimie agricole et physiologie*, 1828, IV, p. 324.

4° *Lilas* (*Syringa vulgaris*). — Passons maintenant aux résultats obtenus avec les arbres à feuilles caduques. Chez le Lilas, le rapport, qui pour les bourgeons en hiver est notablement inférieur à l'unité, s'élève au moment de l'épanouissement et semble ne s'abaisser qu'en été, comme l'indiquent les expériences suivantes :

Expérience n° 90.	(26 février)	Bourgeons s'épanouissant.	$\frac{CO^2}{O}$ = 0,96
Expérience n° 91.	(26 février)	Bourgeons s'épanouissant.	= 1,00
Expérience n° 92.	(20 juin)	Branches feuillées	= 0,94
Expérience n° 93.	(20 juin)	Branches feuillées	= 0,92
Expérience n° 94.	(16 août)	Branches feuillées	= 0,82

Ainsi, là encore, comme pour les espèces à feuilles persistantes, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est maximum après l'épanouissement des bourgeons.

5° *Marronnier d'Inde* (*Æsculus Hippocastanum*). — Les mêmes variations s'observent chez les branches feuillées du Marronnier; mais, comme les feuilles de cet arbre ont une évolution plus rapide, le rapport des gaz échangés s'abaisse plus tôt que chez le Lilas. Citons les résultats suivants :

Expérience n° 85.	(13 mars)	Bourgeons	$\frac{CO^2}{O}$ = 0,82
Expérience n° 86.	(12 avril)	Feuilles se développant...	= 0,84
Expérience n° 10.	(22 avril)	Branches feuillées	= 0,98
Expérience n° 11.	(22 avril)	Branches feuillées	= 1,06
Expérience n° 87.	(17 juin)	Branches feuillées	= 0,83
Expérience n° 88.	(17 juin)	Branches feuillées	= 0,77
Expérience n° 89.	(28 juillet)	Branches feuillées	= 0,67

Cette dernière expérience était faite avec des feuilles de Marronnier encore complètement vertes, mais à un moment très rapproché de l'époque de leur chute. On a ici un exemple frappant de la variation que peut présenter la respiration chez des feuilles en apparence morphologiquement semblables, mais physiologiquement différentes. Le changement dans le rapport des gaz échangés peut aller de 1,06 à 0,97.

6° *Ronce*, *Euphorbe*, *Chêne*, *Tilleul*, *Orme*, *Pélargonium*, *Aucuba*, *If*, *Sapin*, *Petit-Houx*, *Pin silvestre*, *Genévrier*,

Bruyère, etc. — Citons plus rapidement encore les résultats obtenus dans les expériences portant sur d'autres espèces, qui n'ont pu être suivies pendant toute la saison.

La Ronce (*Rubus fruticosus*) a des feuilles qui persistent pendant l'hiver. Le rapport des gaz échangés par la respiration, s'abaisse chez cette espèce pendant la mauvaise saison et jusqu'à la chute de ces feuilles, même lorsque cette chute n'a lieu qu'au printemps suivant.

C'est ainsi que les expériences nos 90 à 93 fournissent des nombres moins élevés que pendant l'été précédent, pour ces mêmes feuilles. Depuis le mois de novembre, où les valeurs de $\frac{CO^2}{O}$ sont voisines de 0,85 (on a obtenu 0,82 et 0,84) le rapport paraît s'abaisser jusqu'au-dessous de 0,7 (l'expérience n° 93 donne 0,66).

Les feuilles jeunes ont donné au printemps, dès le début de leur développement, un rapport plus élevé. C'est ainsi que l'expérience n° 94 fournit, le 18 avril, le nombre 0,83.

L'Euphorbe des bois (*Euphorbia silvatica*) conserve aussi des tiges feuillées pendant l'hiver. Le rapport des gaz échangés, plus élevé en été, s'abaisse pendant cette saison jusqu'à environ 0,75 (expériences nos 95 à 97).

Pour les arbres à feuilles caduques, un certain nombre de recherches ont été faites sur le Tilleul (*Tilia platyphylla*), le Chêne (*Quercus sessiliflora*), l'Orme (*ulmus campestris*). Le Tilleul semble conserver pendant plus longtemps que le Marronnier une valeur du rapport voisine du maximum. Il a donné d'avril en mai les nombres suivants : 0,98 ; 1,01 ; 0,95 ; 0,93 ; 0,94 ; 0,93 (expériences nos 97 à 102). Le Chêne a fourni des valeurs analogues, voisines de 0,95 au mois de juin (expériences nos 103 à 105). Pour l'Orme, le rapport semble un peu inférieur. Les expériences 106 à 108, faites du 14 mai au 22 octobre, ont fourni les nombres 0,89 ; 0,88 ; 0,86.

Parmi les plantes à tissus verts persistant pendant l'hiver, plusieurs expériences ont été faites sur les espèces suivantes :

L'Aucuba (*Aucuba japonica*), dont le rapport s'abaisse en novembre vers 0,70 (expériences 109 à 111) ;

La Bruyère (*Erica cinerea*), dont le rapport est voisin de 0,8 à la fin de l'hiver, au 7 et au 14 mars (expériences nos 112 et 113) ;

Le Petit-Houx (*Ruscus aculeatus*), dont le rapport s'abaisse à 0,8 en hiver (expérience no 114) ;

L'If (*Taxus baccata*), dont le rapport varie peu et paraît être limité entre 0,80 et 0,95 (expériences nos 115 à 118) ;

Le Pin silvestre (*Pinus silvestris*) et le Genévrier (*Juniperus communis*), analogues au Pin maritime (expériences nos 119 à 127).

Citons encore la Fougère Polypode et le Pélargonium, qui présentent en hiver des valeurs minima voisines de 0,65 (expériences nos 128 à 130).

IV. — Variations de l'intensité de la respiration.

Les variations que présente l'intensité du phénomène respiratoire, c'est-à-dire la quantité absolue d'acide carbonique dégagé ou d'oxygène absorbé, ont été déjà signalées pour les végétaux verts.

Les résultats que nous avons obtenus ne sont donc pas entièrement nouveaux et pouvaient d'ailleurs être prévus après les conclusions de nos précédents mémoires.

Ces variations d'intensité se rapportent, d'une part, à l'influence des conditions de milieu sur une plante à un état donné, et, d'autre part, toutes choses égales d'ailleurs, à l'âge même des organes étudiés.

Les variations de l'intensité avec les conditions de milieu, la température notamment, sont faciles à établir d'une manière précise, car les mêmes plantes ou fragments de plantes peuvent être successivement placés dans des conditions différentes, puis ramenées aux conditions initiales ; elles restent par suite rigoureusement comparables lorsque, ainsi que nous nous en sommes assurés, le phénomène d'induction dû à un état antérieur n'a pas d'influence sensible.

L'influence du développement sur l'intensité du phénomène respiratoire ne peut pas être établie avec autant de précision, car on est obligé de prendre des individus ou des portions d'individus différents, aux divers stades de l'évolution, et de comparer entre eux des poids égaux placés dans le même volume d'air, à la même température. On n'a plus alors des tissus exactement comparables, car la différenciation qui s'accomplit dans la structure et dans la composition chimique avec l'âge, modifie la répartition des tissus vivants et des tissus morts; par suite, les variations de l'intensité de la respiration sont dues, non seulement à l'activité différente de la matière vivante, mais encore à la proportion sans cesse variable de cette matière vivante par rapport aux substances inertes.

C'est ainsi, par exemple, qu'en comparant des poids égaux de pousses feuillées portant des bourgeons à peine éclos et de pousses feuillées développées, le poids des tissus morts (bois, liège, écailles des bourgeons, etc.) est plus grand relativement dans les premières que dans les secondes. Il est vrai que, dans ce cas, l'intensité respiratoire étant plus grande dans les bourgeons que dans les feuilles développées, la cause d'erreur signalée plus haut tend à atténuer les différences observées.

D'autre part, lorsque l'on compare des poids égaux de feuilles jeunes et de feuilles âgées, on observe chez les dernières une atténuation de l'intensité ; mais on ne saurait affirmer si, dans ce cas, l'atténuation est due à un affaiblissement des échanges gazeux de la matière vivante ou à une proportion plus grande des tissus morts dans la feuille âgée.

Les résultats que nous allons indiquer, en tenant compte des observations qui précèdent, sont surtout relatifs aux changements apportés, par le développement, dans l'intensité des échanges gazeux ; les variations avec la température ayant fourni des résultats analogues à ceux que nous avons déjà publiés (1), nous nous dispenserons d'y revenir.

(1) *Respiration des feuilles à l'obscurité* (*Ann. Sc. nat.*, t. XIX, p. 696).

Nous ne nous occuperons, dans ce qui va suivre, que des variations observées dans la quantité d'acide carbonique dégagé, car on a vu plus haut les diverses valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$ au moyen desquelles il serait facile de calculer les variations de l'oxygène absorbé.

1° *Variations de l'intensité chez une plante annuelle. Tabac.* — Si nous prenons le Tabac comme exemple, les quantités d'acide carbonique dégagées présentent les variations indiquées dans le tableau suivant:

Date.	Température.		CO^2 dégagé par heure, le volume de la plante étant pris pour unité.
Octobre...	26°—26°	Plantules en germination.........	0,260
Juin......	26°—27°	Feuilles..........................	0,170
Juin......	21°—24°	Fleurs...........................	0,318
Juin......	26°—27°	Feuilles..........................	0,170
Juillet....	24°—24°	Fruits............................	0,228
Novembre.	16°—12°	Feuilles..........................	0,080
Novembre.	14°—11°	Feuilles..........................	0,039

Au début de la germination, le dégagement d'acide carbonique est faible d'abord, puis il augmente peu à peu jusqu'à représenter plus du quart du volume des graines en germination à 26 degrés, tandis qu'un poids égal de feuilles de la plante adulte ne fournit, au mois de juin et à la même température, que le sixième du volume.

Dès que la germination, est terminée, la quantité d'acide carbonique exhalée demeure à peu près constante jusqu'à la période de floraison; à ce moment les fleurs exhalent en une heure, à 24 degrés, le tiers de leur volume d'acide carbonique, tandis que les feuilles ne produisent à la même température, pour le même temps, que le sixième; c'est une augmentation du double des gaz échangés en faveur des fleurs. Les fruits, en voie de formation, exhalent un volume d'acide carbonique égal au quart de leur volume, plus faible par consé-

quent que celui dégagé par les fleurs au moment de l'éclosion.

Pendant la maturation des fruits et des graines, aux mois d'octobre et de novembre, le phénomène respiratoire s'affaiblit peu à peu dans les feuilles jusqu'au moment où elles se flétrissent.

En résumé, l'intensité du phénomène respiratoire, mesurée par le dégagement d'acide carbonique, présente d'abord un premier maximum pendant la période germinative; puis après une période stationnaire, où sa valeur est plus faible, un second maximum s'observe dans les fleurs et les fruits; enfin, au terme de la saison, l'intensité diminue peu à peu dans les feuilles jusqu'à la mort de la plante.

2° *Plantes vivaces à feuilles persistantes. Fusain du Japon.* — Les principales variations de l'intensité sont indiquées dans le tableau ci-dessous :

Date.	Température.		CO^2 dégagé par heure, le volume de la plante étant pris pour unité.
Février....	15°—22°	Bourgeons et feuilles............	0,216
Février ...	25°—28°	Bourgeons seuls..................	0,660
Mai.......	15°—15°	Feuilles de l'année...............	0,317
Mai.......	15°—15°	Branches et feuilles de deux sortes.	0,142
Août......	22°—22°	Feuilles de l'année...............	0,179
Novembre. .	12°—12°	Feuilles de l'année...............	0,066
Décembre.	23°—23°	Feuilles de l'année...............	0,111
Mai.......	15°—15°	Feuilles de la saison précédente...	0,068
Mai.......	15°—15°	Feuilles de l'année...............	0,317

Lorsqu'on suit, d'une saison à l'autre, les individus de cette espèce, dont les feuilles persistent pendant l'hiver, on observe que, pour chaque individu ou pour chaque rameau, l'intensité moyenne de la respiration offre un maximum au printemps, époque à laquelle éclosent les bourgeons (février, mars); ils exhalent alors plus de la moitié de leur volume d'acide carbonique en une heure à 28 degrés. A partir de ce moment, l'intensité, un peu affaiblie, se maintient à peu près constante pendant l'été, puis s'abaisse graduellement à l'au-

tomne pour présenter un minimum en hiver, car, au mois de décembre, les branches feuillées n'exhalent, en une heure, que le dixième de leur volume d'acide carbonique à 23 degrés; ensuite l'intensité augmente de nouveau graduellement jusqu'au printemps suivant.

Outre ces variations dans l'intensité moyenne du phénomène respiratoire, quand on étudie la respiration d'organes séparés, on observe également des variations d'une partie à l'autre de la même branche, d'une feuille à une autre feuille. On sait que les feuilles du Fusain persistent pendant deux saisons; lorsqu'on les suit depuis l'épanouissement des bourgeons jusqu'à la chute, on constate que l'intensité respiratoire est considérable au moment de l'éclosion, elles exhalent alors les deux tiers de leur volume d'acide carbonique par heure, à 28 degrés. Cette intensité diminue un peu pendant la saison qui suit l'épanouissement, car elles ne produisent plus en été que le tiers de leur volume d'acide carbonique par heure à 15 degrés. L'intensité continue à diminuer pendant l'hiver, reste stationnaire au printemps suivant, puis les échanges gazeux diminuent progressivement jusqu'à la mort; les feuilles développées l'année précédente, dégagent par heure, au mois de mai, et à 15 degrés, le dixième de leur volume.

Il résulte de ces chiffres que, sur une branche feuillée cueillie au mois de mai, on trouve deux sortes de feuilles qui diffèrent entre elles, non seulement par la nature du phénomène respiratoire, comme on l'a vu plus haut, mais aussi par l'intensité de ce phénomène : cette différence est telle que, dans une feuille de l'année (feuille jeune), les échanges gazeux sont trois fois plus intenses, toutes choses égales d'ailleurs, que dans une feuille de l'année précédente (feuille âgée).

3° *Genêt.* — Le Genêt, espèce vivace dont les feuilles se développent tardivement, offre, pour les variations moyennes de l'intensité respiratoire, les mêmes phénomènes, comme on peut en juger par le tableau suivant :

Date.	Température.		CO^2 dégagé par heure, le volume de la plante étant pris pour unité.
Décembre.	17°—14°	Branches	0,068
Février	18°—14°	Branches et bourgeons	0,137
Mars	15°—15°	Branches et bourgeons éclos.	0,163
Avril	18°—20°	Branches feuillées	0,121
Mai	14°—14°	Branches feuillées et fleurs.	0,145

4° *Autres espèces.* — En comparant entre elles, au point de vue de l'intensité respiratoire, les espèces les plus différentes, on constate que l'énergie de la respiration, variable pour chacune suivant la saison et le développement, est très différente au même moment quand on passe d'une espèce à l'autre. En consultant le tableau ci-dessous, on voit que le Lilas, le Tilleul, le Chêne, plantes à feuilles caduques, présentent la plus grande intensité respiratoire, tandis que les plantes à feuillage persistant (Pin silvestre, Pin maritime, Lierre, Houx) offrent, toutes choses égales d'ailleurs, une intensité plus faible.

	Espèces.	Température.		CO^2 dégagé par heure, le volume de la plante étant pris pour unité.
Mars	Lilas	19°—22°	Bourgeons en voie d'éclosion.	0,539
	Ronce	16°—17°	Feuilles	0,118
	Bruyère cendrée	25°—25°	Branches	0,121
		17°—17°		0,085
	Houx	21°—16°	Feuilles	0,100
	Pin silvestre	21°—17°	Rameaux feuillés	0,082
Avril	Tilleul	18°—19°	Feuilles	0,280
		22°—25°	»	0,376
	Houx	20°—20°	»	0,157
		16°—16°	»	0,148
	Pin silvestre	15°—17°	Rameaux feuillés	0,063
Juin	Lilas	22°—27°	Feuilles	0,252
	Chêne	20°—25°	»	0,195
	Marronnier	25°—25°	»	0,129
	Lierre	17°,5—17°,5	»	0,085
	Pin maritime	20°—20°	Rameaux feuillés	0,054

5° *Conclusions.* — Ces observations, que nous pourrions multiplier davantage, permettent de conclure que, pour la

plupart des plantes, l'intensité du phénomène respiratoire est sans cesse variable.

L'intensité est, toutes choses égales d'ailleurs, plus faible en hiver, pendant la saison de vie ralentie, qu'en été, pendant la saison de vie active.

Les plantes annuelles présentent deux maxima d'intensité : l'un pendant la période germinative, l'autre au moment de la formation des fleurs et des fruits.

Les plantes vivaces développées présentent aussi deux maxima : l'un au moment de l'épanouissement des bourgeons, l'autre au moment de la floraison.

V. — Conclusions générales.

Les recherches exposées dans ce quatrième mémoire, font voir que d'une manière générale, la respiration varie avec le développement des végétaux, aussi bien dans sa nature que dans son intensité.

On peut, d'après les expériences qui précèdent, énoncer les conclusions suivantes :

1° *Le rapport des gaz échangés par la respiration n'a pas la même valeur aux différents stades du développement.*

En général, il passe par un minimum pendant la période germinative et par un maximum vers le milieu du développement, chez une plante annuelle.

Pour les plantes vivaces, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ *passe par des maxima (printemps) et des minima (automne) pendant les saisons des années successives.*

2° *L'intensité du phénomène respiratoire varie avec le développement.*

Les plantes annuelles présentent un maximum d'intensité pendant la période germinative et un second maximum au moment de la floraison.

Les plantes vivaces développées ont aussi deux maxima, le

premier au moment de l'éclosion des bourgeons, le second lors de la floraison.

D'une manière générale, les espèces à feuilles persistantes ont une intensité respiratoire inférieure à celle des espèces dont les feuilles sont caduques.

(Ce travail a été fait au Laboratoire des Recherches botaniques de l'École Normale Supérieure.)

LA

FONCTION RESPIRATOIRE

CHEZ LES VÉGÉTAUX

Par MM. Gaston BONNIER et Louis MANGIN.

Les recherches que nous avons entreprises de 1882 à 1885 (1) sur la respiration chez les Champignons, les tissus sans chlorophylle et les tissus verts à l'obscurité, nous permettent maintenant d'exposer les caractères généraux de la fonction respiratoire.

Les échanges gazeux qui se produisent entre la plante verte et l'atmosphère sont, comme on sait, de diverses natures: tandis que la respiration continue à se manifester dans le protoplasma, cette même matière vivante des tissus devient le siège d'un tout autre phénomène, là où se présente la chlorophylle. Sous l'influence des radiations solaires, l'acide carbonique contenu dans l'atmosphère, de même que celui qui provient de la respiration, se trouve absorbé, et les tissus verts vivants, peuvent émettre du gazoxygène : c'est l'action chlorophylleinne. La respiration et l'action chlorophyllienne ayant lieu simultanément pendant le jour, la résultante des échanges gazeux entre la plante et le milieu extérieur provient de ce quadruple passage des gaz au travers de la surface des tissus vivants.

L'étude d'une question aussi difficile exige, au préalable, un examen détaillé de la fonction respiratoire seule. Cette fonction, en effet, peut être soumise à l'expérimentation indépendamment de l'autre, tandis que l'inverse offre de

(1) *Bull. Soc. Bot. de F.*, 13 avril 1883. — *Ann. Sc. nat., Bot.*, 6e s., t. XVII, p. 210, 1884. — *Comptes rendus*, t. XCVIII, p. 1064. — *Bull. Soc. Bot.*, t. XXXI, p. 19. — *Ann. Sc. nat., Bot.*, 6e s., t. XVIII, p. 293. — *Bull. Soc. Bot.*, 13 juillet 1884. — *Ann. Sc. nat., Bot.*, 6e s., t. XIX, p. 217, etc.

grandes difficultés. Autrement dit, on n'a pas encore réussi à isoler l'action chlorophyllienne et l'on peut étudier facilement la respiration seule. Il suffit pour cela de supprimer l'une des conditions nécessaires à la production du phénomène chlorophyllien, soit en soumettant à l'expérience les tissus sans chlorophylle, soit en opérant sur les tissus verts à l'obscurité; car il semble prouvé que les radiations infra-rouges extrêmes, c'est-à-dire celles qui sont reçues pendant la nuit ou dans une chambre à l'obscurité ordinaire, ne permettent pas à l'action chlorophyllienne de se produire.

Tout d'abord, nous avons établi des recherches sur la respiration seule en supprimant la première des conditions nécessaires à l'action chlorophyllienne; de là nos études sur la respiration des Champignons et des tissus sans chlorophylle. Les Champignons, qui présentent ordinairement des échanges gazeux très intenses, étaient spécialement favorables à des recherches de début; ce n'est qu'après avoir obtenu des résultats avec ces végétaux, que nous nous sommes adressés aux autres tissus sans chlorophylle et en particulier aux graines germant qui exigent une expérimentation plus délicate.

La première question qui se posait forcément au commencement de ces recherches, était de savoir s'il existe un lien quelconque, à un moment donné, entre l'oxygène, qui vient de l'extérieur pour se combiner aux diverses substances de la plante, et l'acide carbonique que la plante émet pendant le même temps; en un mot, il s'agissait de savoir s'il existe un phénomène respiratoire.

L'idée qu'on se faisait autrefois de la respiration était d'une très grande simplicité; on admettait que l'oxygène, entrant dans l'être vivant, en ressort intégralement, combiné avec le carbone; et, comme on supposait que le volume de gaz émis égale toujours le volume de gaz absorbé, on avait été amené à considérer la respiration comme une simple combustion du carbone de l'être par l'oxygène de l'air. Le peu que l'on sait maintenant sur les réactions compliquées qui se produisent à l'intérieur de l'organisme, l'étude plus attentive de

là matière vivante et de ses transformations, ont fait voir depuis que les choses n'étaient pas aussi simples qu'on l'avait imaginé d'abord. L'oxygène entre dans la plante et s'y combine avec les substances qu'elle contient, d'une manière que l'on ne connaît pas exactement, mais qui est certainement complexe et variable; quant à l'acide carbonique qui se dégage des tissus au même moment, ce gaz n'est évidemment pas le produit de la combinaison directe de l'oxygène de l'air avec le carbone de la plante; ce dégagement d'acide carbonique est le résultat ultime de nombreux échanges chimiques internes. Aussi le phénomène qui nous occupe apparaît-il comme une chaîne de réactions successives dont nous ne connaissons que les anneaux extrêmes. L'entrée de l'oxygène dans l'organisme et la sortie de l'acide carbonique sont reliées l'une à l'autre par toute une série de combinaisons et de décompositions, dont les formules nous sont inconnues.

En partant de ces considérations et en s'appuyant sur certaines expériences qui semblaient montrer que les quantités d'oxygène absorbé ou d'acide carbonique émis pouvaient varier d'une manière quelconque, on a été conduit à penser qu'il n'existe aucune relation entre l'entrée et la sortie de ces deux gaz. Dès lors, le mot *respiration* devait être supprimé; il y avait à considérer deux phénomènes absolument distincts et ne dépendant en rien l'un de l'autre: l'oxydation des tissus et l'exhalation d'acide carbonique.

I

Dans nos premières études sur les Champignons, amenés par les expériences de contrôle à nous occuper de cette question, nous avons recherché s'il existait, à un moment donné et pour le même individu, une relation entre la quantité d'oxygène absorbé pendant un temps donné et la quantité d'acide carbonique rejetée au dehors pendant le même temps. Par l'examen détaillé des phénomènes qui se produisent dans

une atmosphère confinée, nous avons étudié, pour une température constante, le rapport du volume des gaz échangés dans la respiration. Nous avons ainsi trouvé que tant que l'oxygène est encore en proportion sensible dans l'atmosphère, le rapport demeure constant. Ces mesures du rapport, faites par deux méthodes différentes et sur plusieurs espèces, nous montrent que, toute autre condition égale d'ailleurs, le rapport du volume de l'acide carbonique émis au volume de l'oxygène absorbé demeure invariable, dans des limites très étendues, quelle que soit la proportion de l'oxygène ou de l'acide carbonique.

Ce fait général a été vérifié dans nos expériences ultérieures sur les tissus sans chlorophylle des autres plantes, sur les graines en germination (1); nous l'avons encore constaté pour les tissus verts des feuilles et des tiges respirant à l'obscurité.

Pour les comparaisons à établir dans nos expériences, il était nécessaire de savoir si, lorsqu'on étudie le rapport des gaz échangés, il est toujours indispensable de maintenir rigoureusement toutes les plantes à la même température. C'est qu'en effet l'on enseignait ordinairement que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ du volume d'acide carbonique dégagé au volume d'oxygène absorbé varie avec la température; ce rapport serait plus petit que l'unité pour les températures basses et supérieur à un pour les températures élevées.

En opérant d'abord avec les Champignons, nous n'avons pas constaté ces variations; nous avons été surpris, au contraire, de trouver toujours que, pour la même plante à un moment donné, le rapport demeure sensiblement constant avec la température. Bientôt, nous avons pu constater, par d'autres séries d'expériences, que les Champignons n'étaient pas les seuls à suivre cette loi de la constance du rapport. En opérant sur les autres tissus sans chlorophylle et enfin sur les

(1) Sur ce point, le fait avait déjà été mis en évidence par M. Godlewski.

plantes vertes, nous avons toujours trouvé que ce rapport est invariable avec l'influence immédiate de la température. Depuis la publication de nos résultats, ce fait général, que nous avons établi les premiers pour les plantes les plus diverses et aux températures variées de zéro à 36 degrés, a été vérifié par d'autres observateurs.

Ainsi donc, chez tous les tissus vivants étudiés, l'on peut dire que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est, d'une manière presque absolue, indépendant de la température, pour un être donné et à un moment déterminé.

On arrive ainsi à cette conclusion assez inattendue, c'est qu'à un moment donné du développement, les combinaisons chimiques qui se produisent dans l'être sont d'une nature peu variable. Ces réactions sont telles que, pour toutes les températures, l'échange des gaz avec l'extérieur se fait, non avec la même intensité bien entendu, mais toujours dans la même proportion relative. Remarquons qu'il faut opérer à un moment déterminé; nous verrons en effet que la respiration, pour ainsi dire de nature immuable à un moment donné, présente avec le développement de l'être les plus grandes variations.

On verra plus loin quelle est l'influence de la lumière sur l'intensité du phénomène respiratoire. A propos de cette influence, nous devions nous demander si l'éclairement agit d'une manière sensible sur le rapport des gaz échangés.

Pour résoudre ce problème, nous ne pouvions pas nous servir des tissus verts, car avec l'éclairement la respiration se serait compliquée du phénomène chlorophyllien.

De nombreuses analyses faites sur des tissus sans chlorophylle variés, nous ont fait voir de la manière la plus nette que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ demeure constant pour une même plante, à un moment déterminé, quelle que soit la radiation qu'elle reçoit à l'obscurité, au soleil ou à la lumière diffuse.

En somme, nous avons établi que, dans des limites étendues, pour un même végétal, à un moment déterminé :

1° *Le rapport des gaz échangés par la respiration est indépendant de la pression partielle des gaz.*

2° *Le rapport est indépendant de la température.*

3° *Le rapport est indépendant de l'éclairement.*

Il suit de là qu'il existe un lien entre la quantité d'oxygène absorbée et la quantité d'acide carbonique expirée. A un moment donné du développement, la série des réactions inconnues qui relie l'entrée du premier de ces gaz à la sortie de l'autre, est réglée de telle sorte que le rapport des gaz échangés demeure presque invariable, quelles que soient les conditions externes.

Aussi proposerons-nous de maintenir le mot *respiration* pour désigner ce double échange de gaz entre les êtres vivants et l'extérieur : l'absorption d'oxygène et l'émission corrélative d'acide carbonique.

II

Pour toutes les expériences qui précèdent, nous avons eu soin de faire remarquer que les comparaisons étaient faites sur les mêmes individus, et à un moment donné de leur développement. Ceci est très important à faire observer, car déjà, dans nos premières recherches sur les Champignons, nous avions trouvé assez souvent des valeurs différentes du rapport $\frac{CO^2}{O}$ lorsqu'on opérait avec des individus divers de la même espèce. En étudiant les graines en germination, les bulbes ou les rhizomes en voie de développement, notre attention fut appelée vers les variations que présente ce rapport avec l'évolution de l'être. Aussi, à la suite de ces premières expériences, nous sommes-nous proposé de revenir sur cette question dans une série de recherches expérimentales nouvelles, poursuivies pendant deux saisons successives.

Cette étude spéciale nous a montré combien est délicate la définition de ce qu'on peut nommer « un état déterminé du développement ». C'est ainsi qu'une même feuille d'arbre,

en apparence identique à elle-même au point de vue de la forme extérieure et de la structure, pourra présenter, à quelques semaines de distance, des valeurs très différentes du rapport des gaz échangés dans la respiration. C'est ainsi que la même plante vivace, examinée à la même saison dans deux années consécutives, au moment où son développement morphologique est en apparence analogue, pourra ne pas donner, pour la nature des phénomènes respiratoires, des résultats identiques. En somme, la nature de la respiration varie avec l'âge de la plante, et non seulement avec le développement morphologique, mais encore avec l'évolution physiologique de l'être.

Dans quelles conditions pourra-t-on dire que l'étude du phénomène a été faite *à un moment donné?* La réponse est très simple : c'est lorsqu'on opère de telle sorte que les divers êtres soumis à l'expérience, étant ramenés aux conditions initiales, donnent identiquement les mêmes résultats quantitatifs.

Précisons, par quelques exemples, les principaux résultats que nous avons obtenus sur cette question.

Considérons d'abord la période germinative, depuis l'instant où la graine est placée dans les conditions propres à son développement, jusqu'au moment où la plantule verdie contient déjà une proportion notable de chlorophylle.

On trouve que pour les graines de diverses catégories, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ n'est pas le même aux différents stades de l'évolution germinative. Toujours invariable avec les conditions extérieures, à un moment donné, il varie, au contraire, aux états successifs de la plantule ; la valeur du rapport passe par un minimum vers le milieu de la période germinative (1).

D'une manière générale, les valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$ sont inférieures à l'unité pendant la germination, et le volume

(1) Cette étude avait déjà été entreprise par M. Godlewski, qui, pour les graines oléagineuses, avait énoncé les résultats que nous avons étendus à toutes les graines.

d'oxygène absorbé peut parfois être double ou même triple du volume d'acide carbonique émis pendant le même temps. On peut dire que, par le seul fait de la respiration, il se produit pendant cette période une oxydation plus ou moins grande; cette oxydation respiratoire augmente, passe par un maximum qui correspond à la valeur minimum du rapport, puis diminue graduellement.

Parlons maintenant de l'évolution totale des plantes, et commençons par celles qui ne vivent que pendant une saison. Les plantes annuelles, pour lesquelles nous avons étudié les variations de la respiration durant la période germinative, n'ont pas pu être suivies ainsi pendant toutes les phases de leur développement.

Pour faire connaître comment varie la nature de la respiration d'une plante annuelle, nous pouvons citer le Tabac, suivi aux diverses étapes de son évolution morphologique et physiologique, depuis la germination de la graine, jusqu'au moment où la plante, ayant produit de nouvelles graines, dépérit au commencement de l'hiver.

Après le début de la germination, le rapport des gaz échangés, qui s'abaisse notablement pendant la période germinative, continue à varier au cours du développement, s'élève peu à peu jusque vers l'époque de la floraison, et passe à ce moment par un maximum, pour s'abaisser de nouveau jusqu'à la fin de l'automne.

Considérons maintenant l'évolution d'une plante qui vit indéfiniment pendant les saisons successives. D'après les quelques expériences que nous avons faites, les plantes vivaces, à tiges herbacées annuelles, paraissent se comporter d'une manière analogue aux plantes annuelles; mais il était plus intéressant de suivre, au point de vue qui nous occupe, les plantes vivaces à tige aérienne ligneuse, et en particulier celles qui portent des feuilles persistant pendant l'hiver, telles que le Pin, le Houx, le Lierre, le Fusain du Japon.

Pour cette dernière espèce, par exemple, le maximum du rapport se produit pendant la période du printemps; jusqu'au commencement de l'été, le rapport des gaz échangés est voisin de l'unité, puis le rapport s'abaisse pendant la fin de l'été et pendant l'automne, passe en hiver par un minimum et se relève au printemps suivant.

Le Genêt, dont les tiges vertes persistent pendant l'hiver, présente des variations analogues : le maximum correspond encore au printemps.

Pour les feuilles des arbres, tels que le Chêne, le Marronnier, l'Orme, le Tilleul, etc., la même variation s'observe d'une manière plus ou moins inégale èendant le cours de la saison.

Quoi qu'il en soit, l'on peut donc dire que, pour les plantes vivaces, le rapport des gaz échangés passe par des maxima et des minima successifs dans les saisons où la vie est alternativement active et ralentie.

Ainsi, pour les espèces les plus différentes, nous avons démontré ce fait général : *le rapport des gaz échangés dans la respiration varie avec le développement de la plante.*

On voit donc que la suite des réactions internes qui relient l'absorption d'oxygène à l'émission d'acide carbonique, indépendante dans sa nature à un moment donné, varie considérablement avec l'évolution du végétal.

Remarquons, en outre, que les valeurs de ce rapport sont très souvent inférieures à l'unité, et parfois même s'abaissent jusqu'à des nombres très peu élevés. D'autre part, ce n'est que pour un certain nombre de plantes que le rapport est voisin de l'unité au printemps ou au commencement de l'été : en tout cas, il est rare que cette valeur soit dépassée d'une manière sensible.

On peut déduire de là que souvent, et même toujours pour un certain nombre de plantes, il y a oxydation du végétal par le seul fait de la respiration.

Remarquons, à ce propos, que nous ne prétendons pas

mesurer par là ce que la plante gagne ou perd d'oxygène même en laissant de côté l'action chlorophyllienne, car l'absorption ou l'émission de vapeur d'eau, par exemple, ne sont pas mesurées dans ces expériences, non plus que tous les autres échanges qui peuvent se produire entre la plante et le milieu extérieur.

III

Nous n'avons considéré, dans ce qui précède, que la nature du phénomène respiratoire. Il nous reste à examiner comment varie l'intensité des échanges gazeux.

Dès nos premières études expérimentales sur les Champignons, nous avons cherché à mesurer l'intensité du phénomène respiratoire, et à voir comment, à un moment donné, cette intensité varie avec les conditions extérieures. Des expériences analogues ont été faites pour les autres plantes.

D'autre part, nous avons cherché quelles sont les variations que présente l'intensité du phénomène aux diverses périodes du développement.

Les physiologistes ont démontré depuis longtemps que l'intensité de la respiration augmente avec la température, mais aucune recherche précise n'avait été faite sur l'influence que peuvent exercer les autres conditions extérieures, telles que l'éclairement, l'état hygrométrique, etc. D'ailleurs, les expériences faites sur l'influence de la température, présentaient elles-mêmes quelques résultats discutables pour les températures élevées.

Il était donc nécessaire d'entreprendre, d'une manière générale, l'étude de l'intensité respiratoire, de l'influence immédiate qu'exercent sur elle les conditions extérieures et des variations qu'elle présente avec le développement.

Puisque nous avons démontré qu'à un moment donné, le rapport des gaz échangés ne varie pas avec la température, il suffit de parler du dégagement d'acide carbonique pour exa-

miner l'influence de la température sur l'intensité du phénomène respiratoire. Tout ce que nous dirons pour le dégagement d'acide carbonique sera analogue pour l'absorption d'oxygène.

Dans notre premier mémoire, et avec plus de détails dans celui qui est relatif à la respiration des feuilles à l'obscurité, nous avons donné les résultats de plusieurs séries d'expériences faites de zéro à 36 degrés.

Pour une même plante, de poids connu, placée dans un volume d'air déterminé, l'intensité de la respiration a été mesurée à des températures très variées. Nous avons ainsi vérifié ce fait que, pour toutes les espèces, l'intensité de la respiration augmente d'une manière continue avec la température. De plus, nous avons confirmé l'exactitude de la loi que suit cette variation, loi qui avait été déjà établie par une méthode différente (1). Dans tous les cas étudiés, les quantités d'acide carbonique dégagées croissent comme les ordonnées d'une parabole, les températures étant comptées à distances égales sur la ligne des abscisses.

En voyant ainsi la respiration croître indéfiniment et de plus en plus rapidement avec la température, on s'est souvent demandé si, un peu avant que la plante soit tuée par une température très élevée, on ne rencontrerait pas une température optima pour l'intensité respiratoire; autrement dit, on a cherché à voir si la respiration est comparable, à ce point de vue, à la plupart des phénomènes physiologiques qui, comme on sait, possèdent un optimum de température.

En portant les plantes aux températures les plus élevées qu'elles peuvent supporter sans altération, nous avons constaté que l'augmentation respiratoire continue à se produire suivant la loi citée plus haut, jusqu'aux dernières limites.

(1) M. Félix de Fauconpret avait montré (*Comptes rendus*, 1864, et manuscrits inédits) que la loi de l'augmentation du dégagement d'acide carbonique pour un même végétal peut s'exprimer par la formule empirique : $Q = a + bt^2$, Q étant la quantité d'acide carbonique dégagée en un temps donné; t, la température; a et b, deux constantes dépendant de l'espèce étudiée.

Il n'y a d'abaissement de l'intensité respiratoire que lorsque la plante est altérée, ce que l'on constate en mesurant l'affaiblissement qui se produit lorsqu'on la ramène aux conditions initiales. Il n'y a donc pas d'optimum de température pour la respiration; l'énergie de cette fonction de la matière vivante croît avec la température sans autre limite que la mort même du protoplasma.

L'intensité de la respiration est-elle influencée par la plus ou moins grande quantité de vapeur d'eau qui se trouve dans l'air entourant la plante? Cette question n'a été encore abordée par aucun expérimentateur; indépendamment de l'intérêt qu'elle peut présenter par elle-même, il était utile de faire cette recherche pour savoir si la constance de l'état hygrométrique est une condition importante dans les expériences à comparer.

Les expériences que nous avons faites sur cette question, en mesurant l'intensité respiratoire des mêmes végétaux, placés dans de l'air à différents états hygrométriques, montrent que l'intensité de la respiration varie d'une manière très notable, et, en général, augmente avec l'état hygrométrique de l'air.

Supposons maintenant que les conditions précédentes restent les mêmes, que la plante en expérience soit maintenue à la même température et dans un air d'état hygrométrique constant, le phénomène respiratoire, chez un tissu sans chlorophylle, aura-t-il la même intensité quelle que soit la nature de la radiation qu'il reçoit? Sera-t-il aussi intense à la lumière qu'à l'obscurité?

Nous avons vu que la lumière ne change pas la nature de la respiration, et l'on admettait ordinairement que l'éclairement n'a aucune influence sur l'intensité du phénomène. Mais, sur ce dernier point, aucune expérience précise n'avait été faite et les résultats obtenus par divers auteurs à ce sujet offraient de singulières contradictions.

Nous nous sommes attachés particulièrement à l'examen de cette question, qui avait été le but principal de nos premières recherches sur la respiration; aussi avons-nous étudié non seulement l'influence que pouvait avoir la lumière totale, mais aussi celle des radiations plus ou moins réfrangibles.

Au sujet de l'influence de la lumière totale, telle que la reçoit la plante dans les conditions naturelles, nous avons opéré avec les diverses plantes sans chlorophylle, soit à la lumière diffuse, soit à la lumière solaire directe, plus ou moins intense.

Les mesures comparatives faites par deux méthodes très différentes, sur le même être exposé à la lumière et à l'obscurité successivement dans des expériences croisées, nous ont montré que l'éclairement diminue l'intensité de la respiration, toutes les autres conditions restant les mêmes. Cette action retardatrice de la lumière est plus ou moins énergique suivant les diverses plantes et suivant l'intensité de la lumière, mais elle a été constatée dans tous les cas étudiés.

D'après ce résultat, l'on doit s'attendre à trouver des intensités différentes pour la respiration d'une plante qui reçoit des radiations lumineuses différentes. C'est ainsi que les expériences que nous avons établies, soit par la méthode des écrans absorbants, soit par la méthode du spectre, mettent en évidence cette inégalité : sous l'influence des radiations les moins réfrangibles (jaune et rouge), le dégagement d'acide carbonique est, dans les mêmes conditions, moins grand que sous l'influence des radiations les plus réfrangibles (bleu et violet).

En somme, les diverses radiations agissent plus ou moins sur l'intensité de la respiration; ce résultat, on le comprend, est important à considérer lorsqu'on étudie l'influence des radiations diverses sur l'action chlorophyllienne.

Nous n'avons parlé jusqu'ici que des variations de l'intensité à un moment déterminé du développement; mais il va sans dire que cette intensité ne saurait être la même aux dif-

férents stades de l'évolution d'un même être, et comme on a vu plus haut que le rapport des gaz échangés est lui-même variable avec le développement, on en peut conclure qu'à mesure qu'un être change la forme, la structure ou la composition interne de ses organes, la respiration de cet être varie à la fois dans sa nature et dans son intensité.

C'est ainsi que si, laissant de côté l'absorption d'oxygène, par exemple, on dose la quantité d'acide carbonique dégagée par un même poids des tissus vivants chez un même être à divers âges, on trouvera des quantités inégales. Pour une même espèce, la respiration des graines germant, des bourgeons en voie d'éclosion, des fleurs, est plus intense que celle des feuilles adultes, celle des feuilles au printemps plus intense que la respiration des feuilles à l'automne, etc. Mais on conçoit que ces variations sont très difficiles à établir d'une manière précise, car, en pesant les organes de la plante à des âges différents, on étudie des poids égaux de tissus qui ne sont point rigoureusement comparables.

En somme, à un moment donné :

1° *L'intensité de la respiration augmente, et de plus en plus rapidement, avec la température, et cela d'une manière continue et indéfinie, jusqu'à la mort de la plante;*

2° *L'intensité augmente avec l'état hygrométrique de l'air;*

3° *L'intensité diminue avec l'éclairement.*

Si l'on cherche, en considérant l'ensemble de toutes les séries d'expériences relatées dans nos mémoires successifs, quelles sont les conséquences générales qu'on peut en tirer, on voit que le fait le plus saillant qui se déduit de ces recherches, c'est la notion précise de ce qu'on doit entendre par *fonction respiratoire*.

La plupart des physiologistes qui ont fait des recherches suivies sur les échanges gazeux entre la plante et l'extérieur, ont considéré surtout et presque exclusivement l'un des

termes de cet échange ; les uns, et c'est le plus grand nombre, n'ont mesuré que l'acide carbonique dégagé ; d'autres ne se sont préoccupés que de l'oxygène absorbé. Depuis de Saussure, peu d'expérimentateurs ont comparé d'une manière générale les quantités de gaz échangées simultanément, en dehors de l'action chlorophyllienne.

Or, d'après ce que nous savons maintenant sur ces échanges, on voit qu'en mesurant seulement le volume d'acide carbonique dégagé, on trouvera que cette quantité varie avec toutes les conditions possibles : avec la température, avec la pression, avec l'éclairement, avec le développement, avec l'âge d'un organe développé. En ne considérant que l'absorption d'oxygène, on sera amené de même à mesurer les nombres les plus différents, suivant qu'agira telle ou telle de ces mêmes influences.

Vient-on maintenant, au contraire, à comparer, comme nous l'avons toujours fait, les volumes des gaz échangés simultanément, de cet ensemble de résultats si nombreux et si variés, on voit aussitôt se dégager les traits fondamentaux qui caractérisent la fonction respiratoire.

Cette fonction dépend, en effet, de conditions bien différentes : les variations immédiates du milieu extérieur, lorsque l'être est à un moment donné de son existence ; les variations que présente l'être lui-même dans sa forme, dans sa structure ou dans son état physiologique à ses différents âges.

Les premières sont sans action sur le rapport des gaz échangés ; les secondes influent sur ce rapport et le font varier d'une manière déterminée.

Que doit-on conclure de ces faits ? C'est que si les réactions chimiques qui se produisent dans la matière vivante ne sont pas comparables entre elles, à des époques variées du développement, ces réactions sont au contraire, à un moment donné, tellement définies que le rapport entre la recette d'oxygène et la dépense d'acide carbonique demeure fixe.

S'ensuit-il que nous pourrons exprimer par des formules chimiques, comme on a si souvent tenté de le faire, ces modi-

fications successives qui se produisent à un moment donné dans l'intérieur du protoplasma? On est loin de pouvoir, sur ce point, émettre des hypothèses plausibles.

Ce que nous savons de précis sur cet échange gazeux, c'est la mesure comparée de l'oxygène absorbé et de l'acide carbonique exhalé. Le reste nous est inconnu.

En nous contentant des faits bien démontrés, nous dirons que la *fonction respiratoire* est l'échange de gaz : absorption d'oxygène et émission corrélative d'acide carbonique qui se produit entre l'être vivant et le milieu extérieur ; et cette fonction, nous l'avons établi, est définie par le lien invariable qui unit l'entrée d'un gaz à la sortie de l'autre, quelles que soient les réactions intermédiaires.

C'est seulement maintenant que ces faits généraux ont été démontrés par de nombreuses expériences qu'on peut songer à aborder les autres problèmes physiologiques qui, de près ou de loin, dépendent des phénomènes respiratoires.

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS CE VOLUME.

ORGANOGRAPHIE, ANATOMIE ET PHYSIOLOGIE VÉGÉTALES.

Recherches sur la dissémination des spores dans les Cryptogames vasculaires, par M. LECLERC DU SABLON.............................. 5
Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées, par M. E. DE JANCZEWSKI.. 55
État actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne, par M. C. TIMIRIAZEFF... 99
Recherches sur le développement du sporogone des Hépatiques, par M. LECLERC DU SABLON.. 126
Observations sur les Santalacées, par M. L. GUIGNARD............... 181
Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones, par M. J. HÉRAIL.. 203
Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes, par MM. G. BONNIER et L. MANGIN.................... 315
La fonction respiratoire chez les végétaux, par MM. G. BONNIER et L. MANGIN.. 365

MONOGRAPHIES ET DESCRIPTIONS DE PLANTES.

Notes sur quelques Champignons parasites nouveaux ou peu connus, par M. V. FAYOD... 28
Florule bryologique de Mayotte, par M. E. BESCHERELLE.............. 82

TABLE DES MATIÈRES

PAR NOMS D'AUTEURS.

BESCHERELLE (E.). — Florule bryologique de Mayotte..... 82

BONNIER (G.). — Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes................ 315

BONNIER (G.). — La fonction respiratoire chez les végétaux. 365

FAYOD (V.). — Notes sur quelques Champignons nouveaux ou peu connus............. 28

GUIGNARD (L.). — Observations sur les Santalacées.......... 181

HÉRAIL (J.). — Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones........... 203

JANCZEWSKI (E. DE). — Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées....... 55

LECLERC DU SABLON (M.). — Recherches sur la dissémination des spores dans les Cryptogames vasculaires.......... 5

LECLERC DU SABLON (M.). — Recherches sur le développement du sporogone des Hépatiques. 126

MANGIN (L.). — Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes.................... 315

MANGIN (L.). — La fonction respiratoire chez les végétaux.. 365

TIMIRIAZEFF (C.). — État actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne.... 99

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE VOLUME.

Planches 1. Sporange des Cryptogames vasculaires.

— 2 et 3. Champignons parasites : *Endomyces*, *Peziza*, *Hypomycès*.

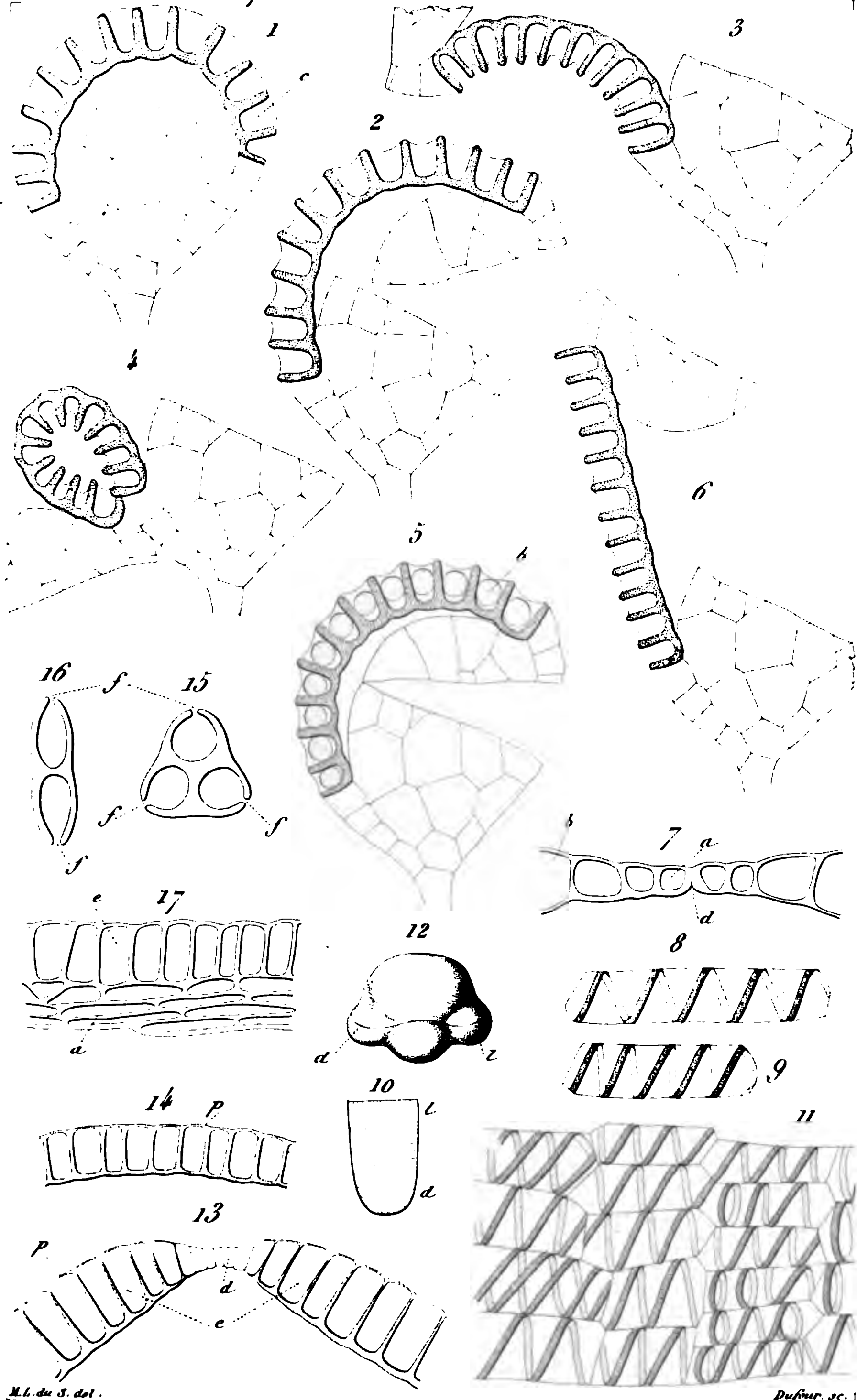
— 4, 5 et 6. Structure des racines dorsiventrales des Orchidées.

— 7 à 11. Structure et développement du sporogone des Hépatiques.

— 12 à 14. Embryogénie des Santalacées.

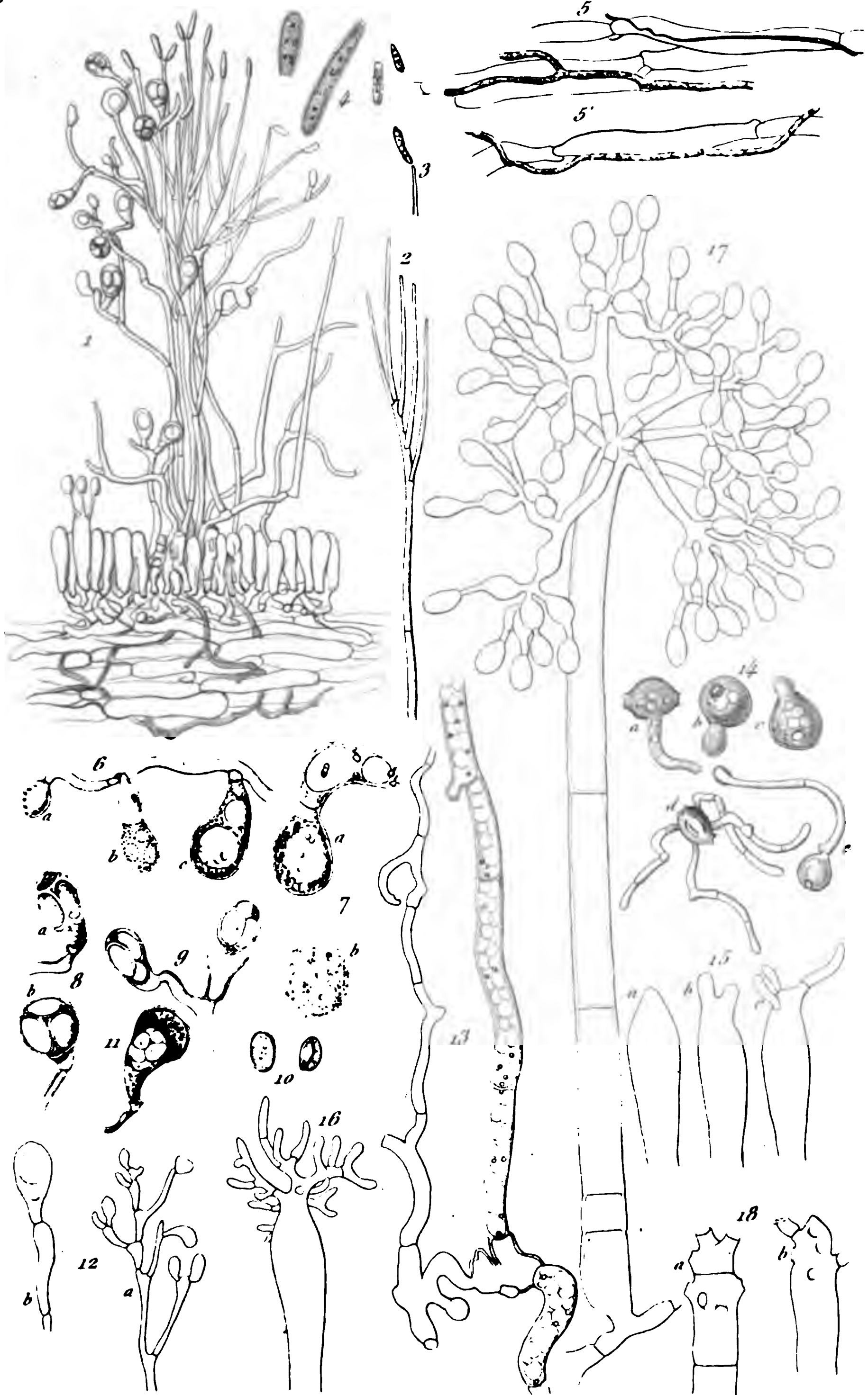
— 15 à 20. Structure de la tige des Dicotylédones.

4244. — BOURLOTON. — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.



M. L. du S. del.
Dufour. sc.

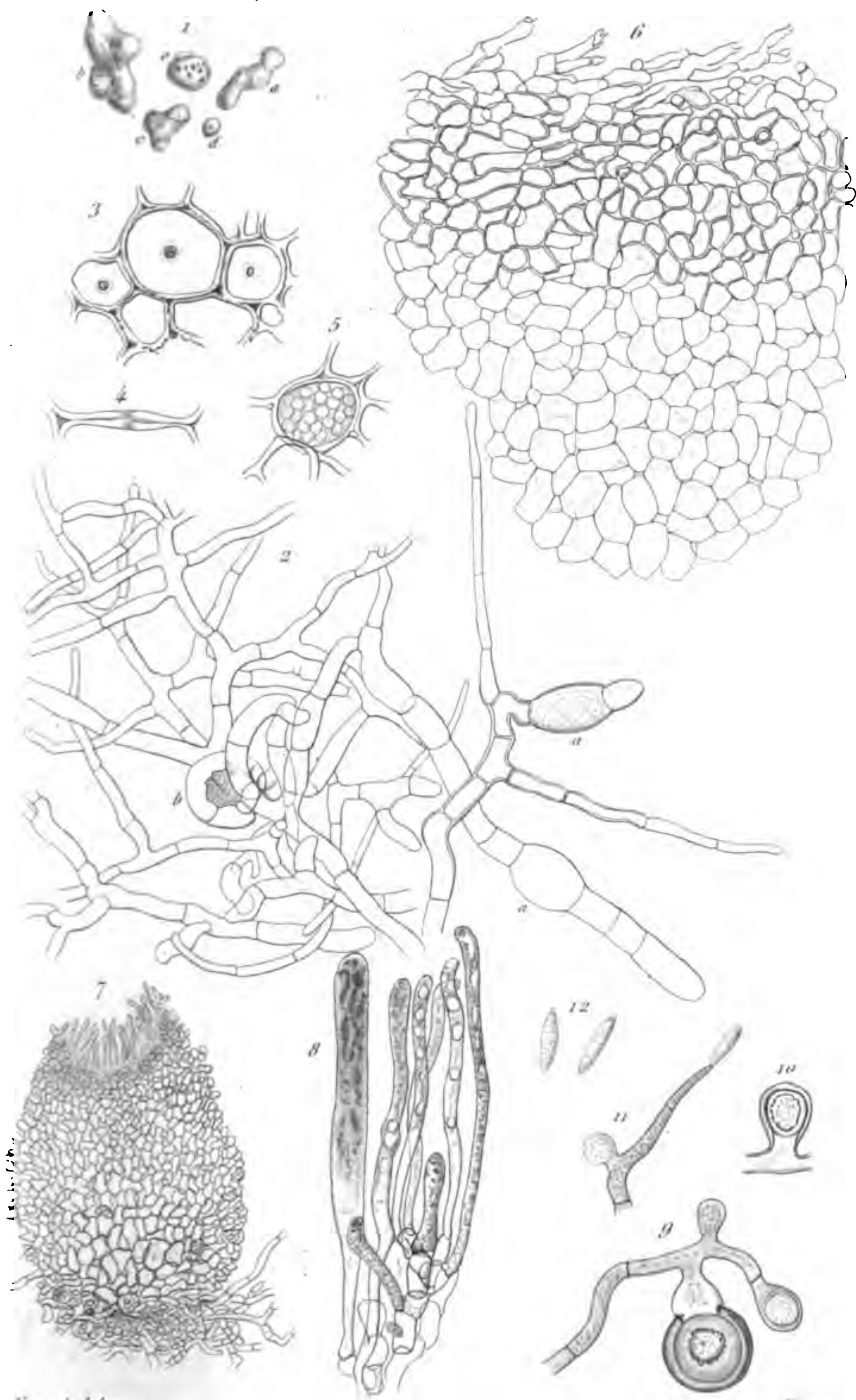
Polystichum. (1-6). Osmunda. (7). Equisetum. (8-11).
Selaginella. (12-14). Psilotum. (15). Tmesipteris. (16-17).



Fayod del. Pierre sc.

Endomyces parasiticus (1-12). – Monilia albo-lutea (13-18).

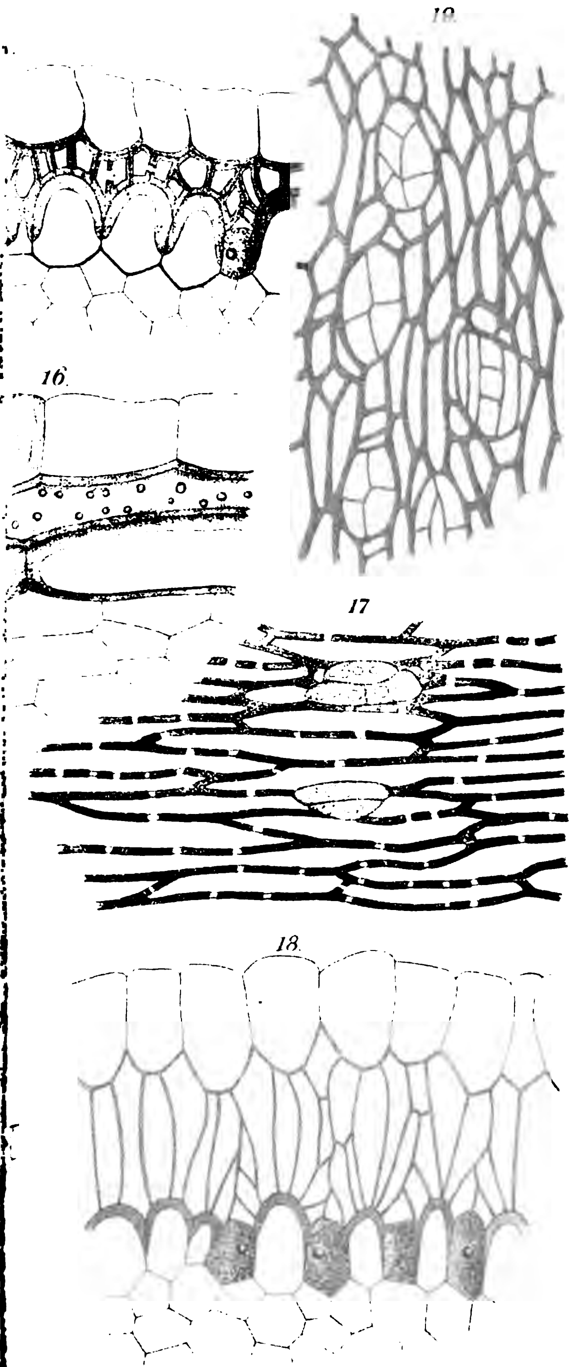
Imp. Lemercier et Cie Paris.



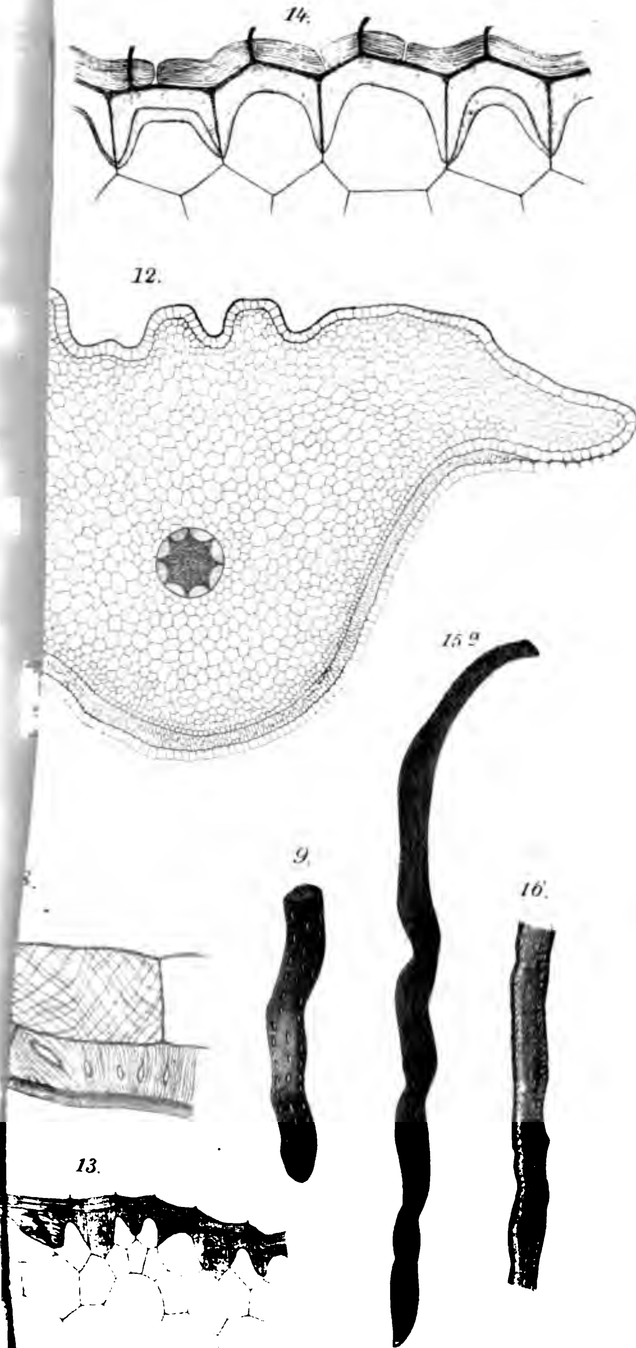
Fayod del. Pierre sc.

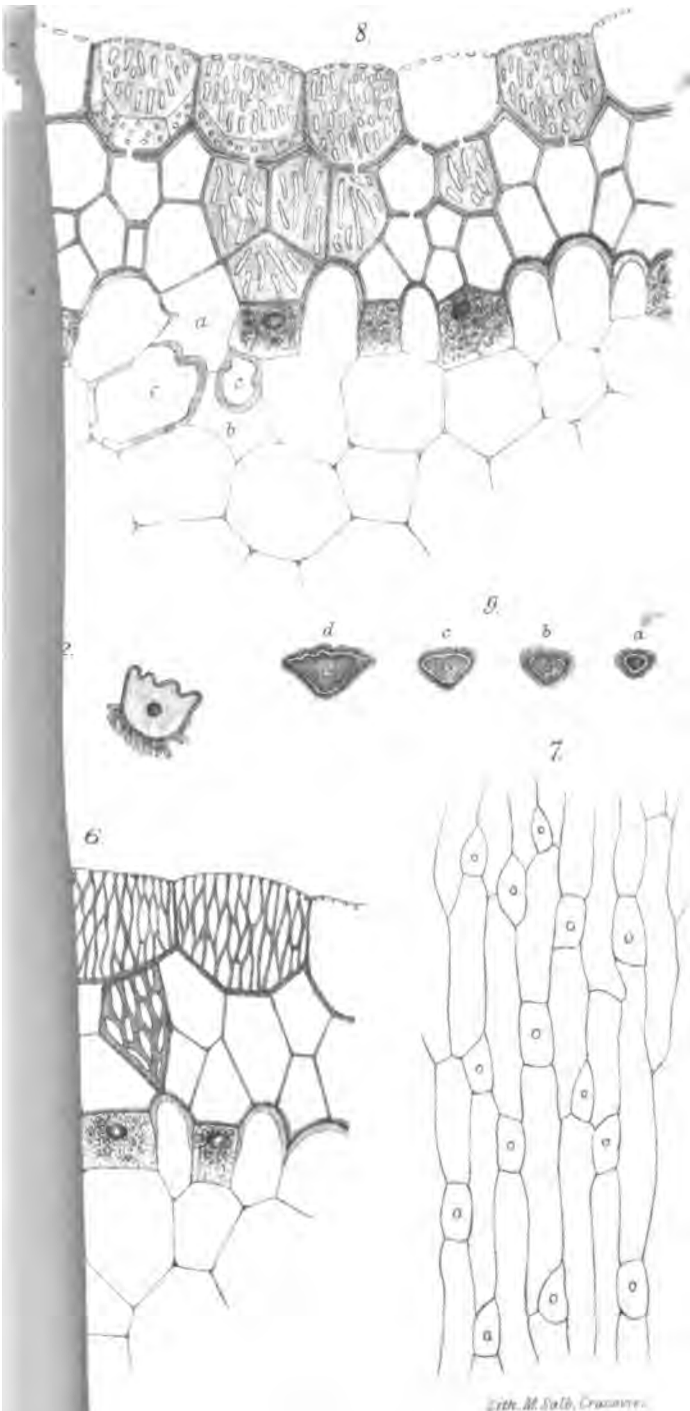
Sclerotium fungorum (1-6). – Peziza mycetophila (7-8).
Hypomyces Leotiarum (9-12).

Imp. Lemercier et Cie Paris

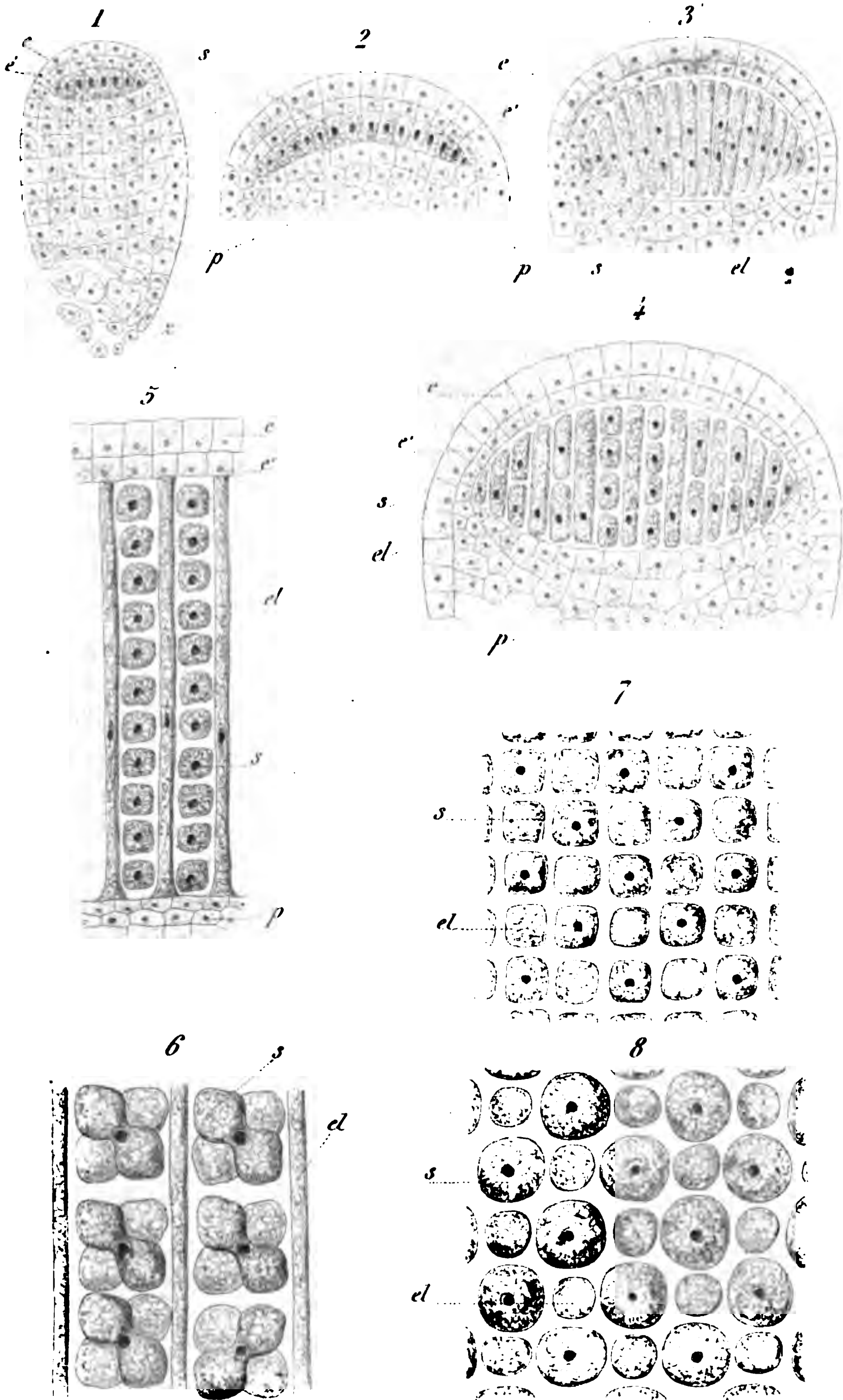


lacnopsis.


14.
12.
15.
9.
16.
13.

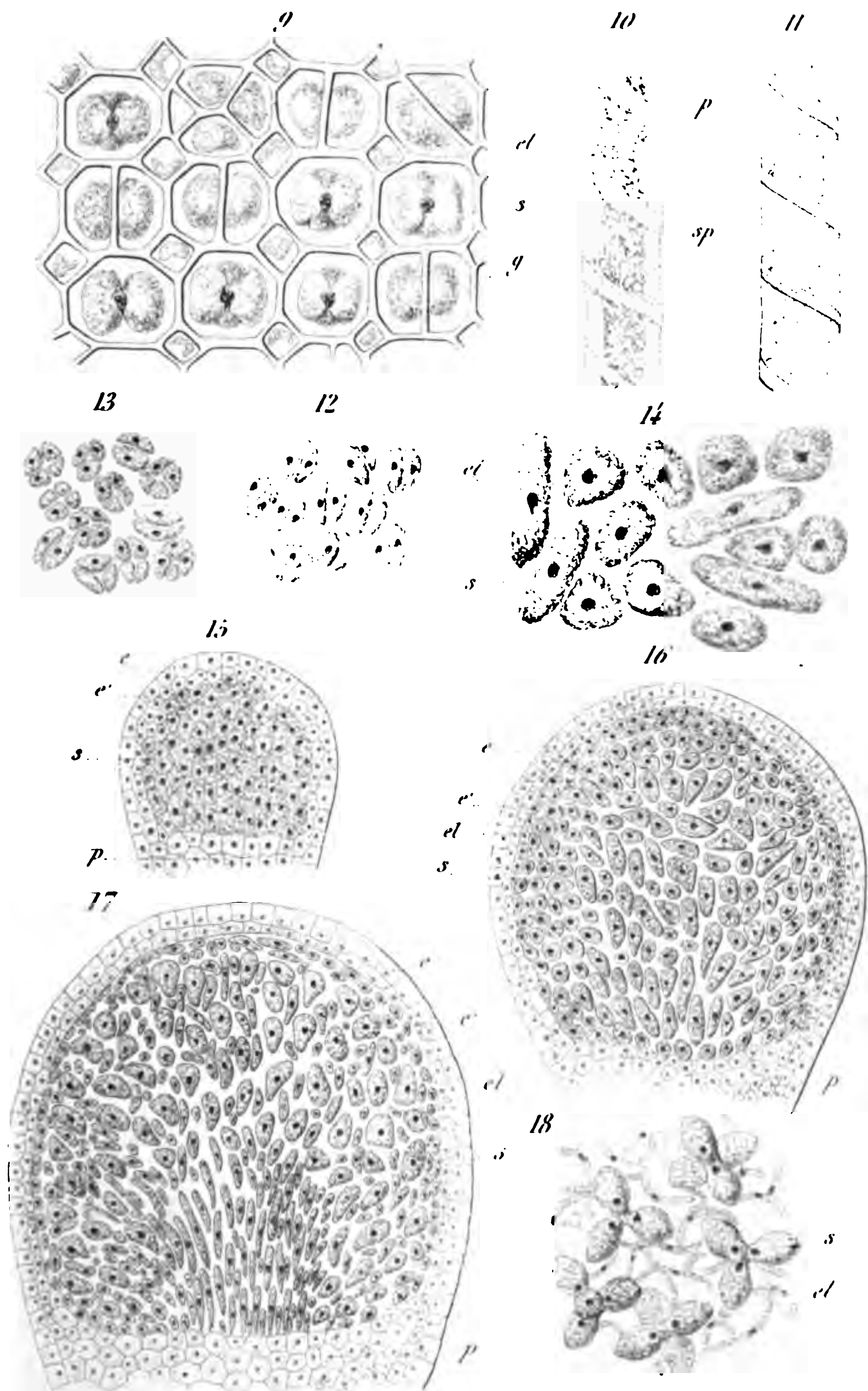


Lith. M. Salb, Cracovie.



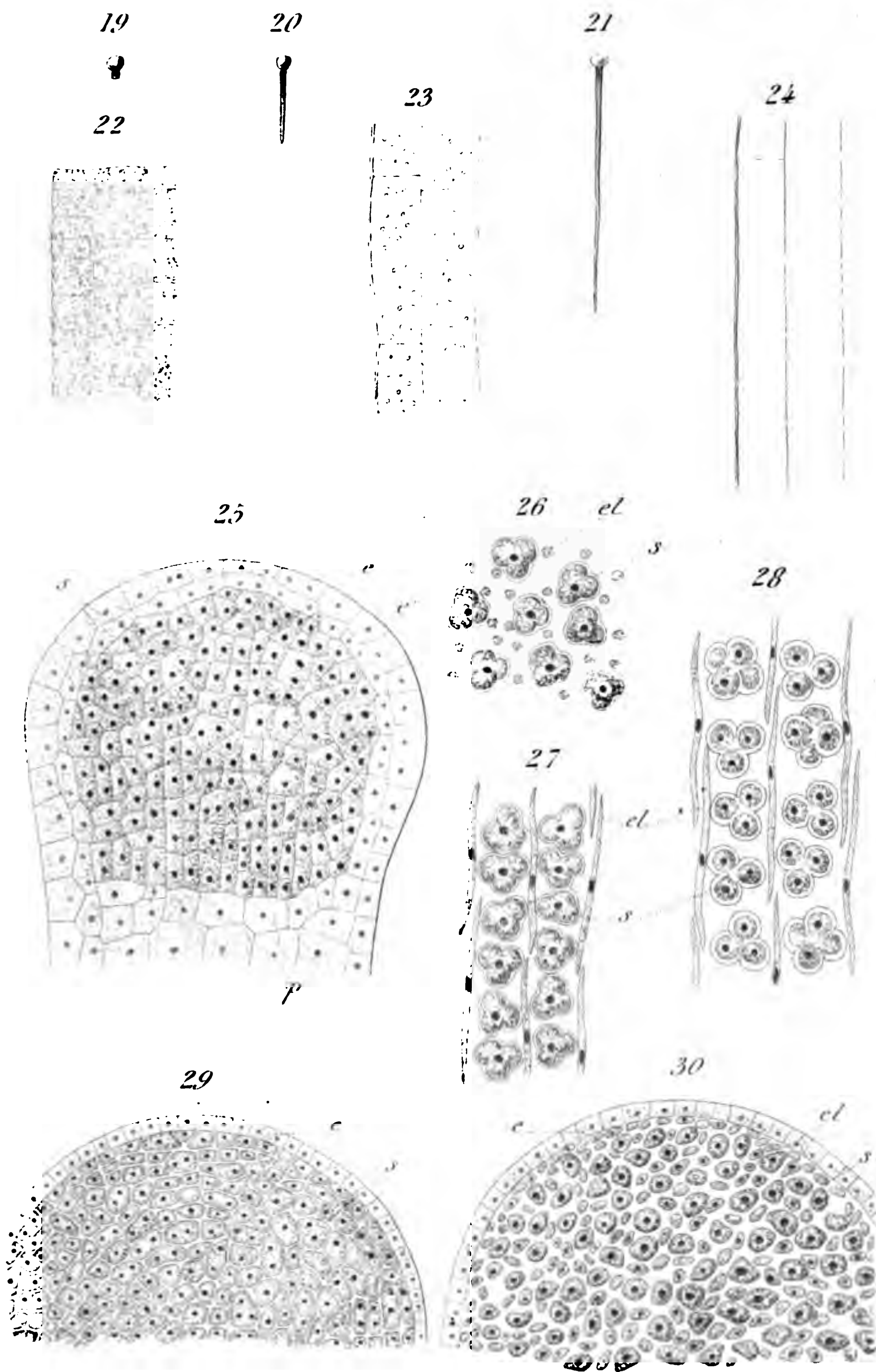
M. L. du S. del. Dufour sc.

Frullania. (1-8).



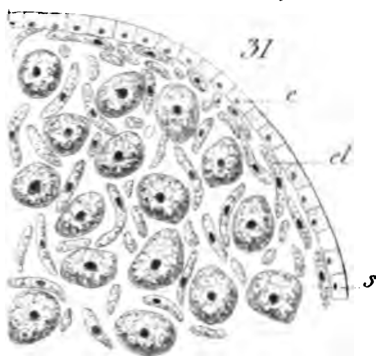
M. L. du S. del. Dufour sc.

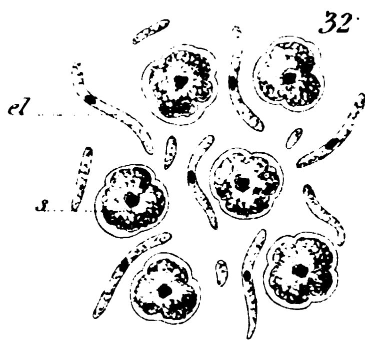
Frullania (9-11). Scapania (12-14). Pellia (15-18).

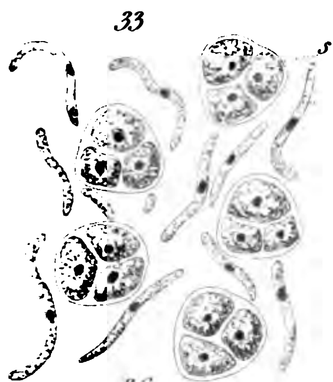


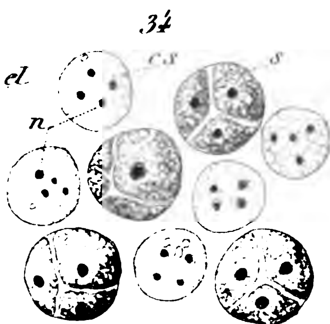
M. L. du S. del.   Dufour sc.

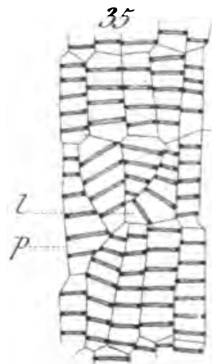
Pellia (19-24). Aneura (25-28). Targionia (29-30).

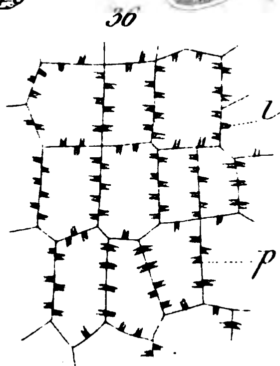




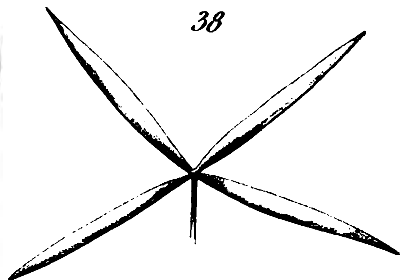


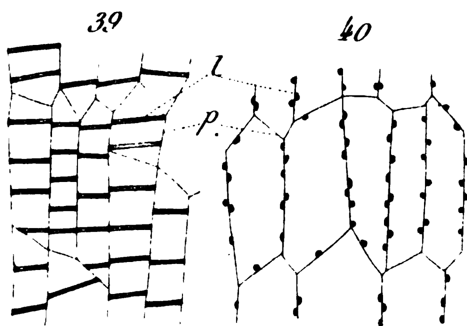


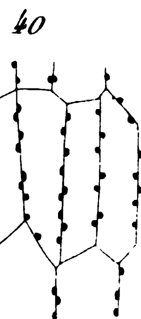


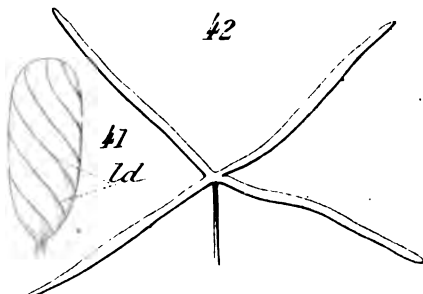






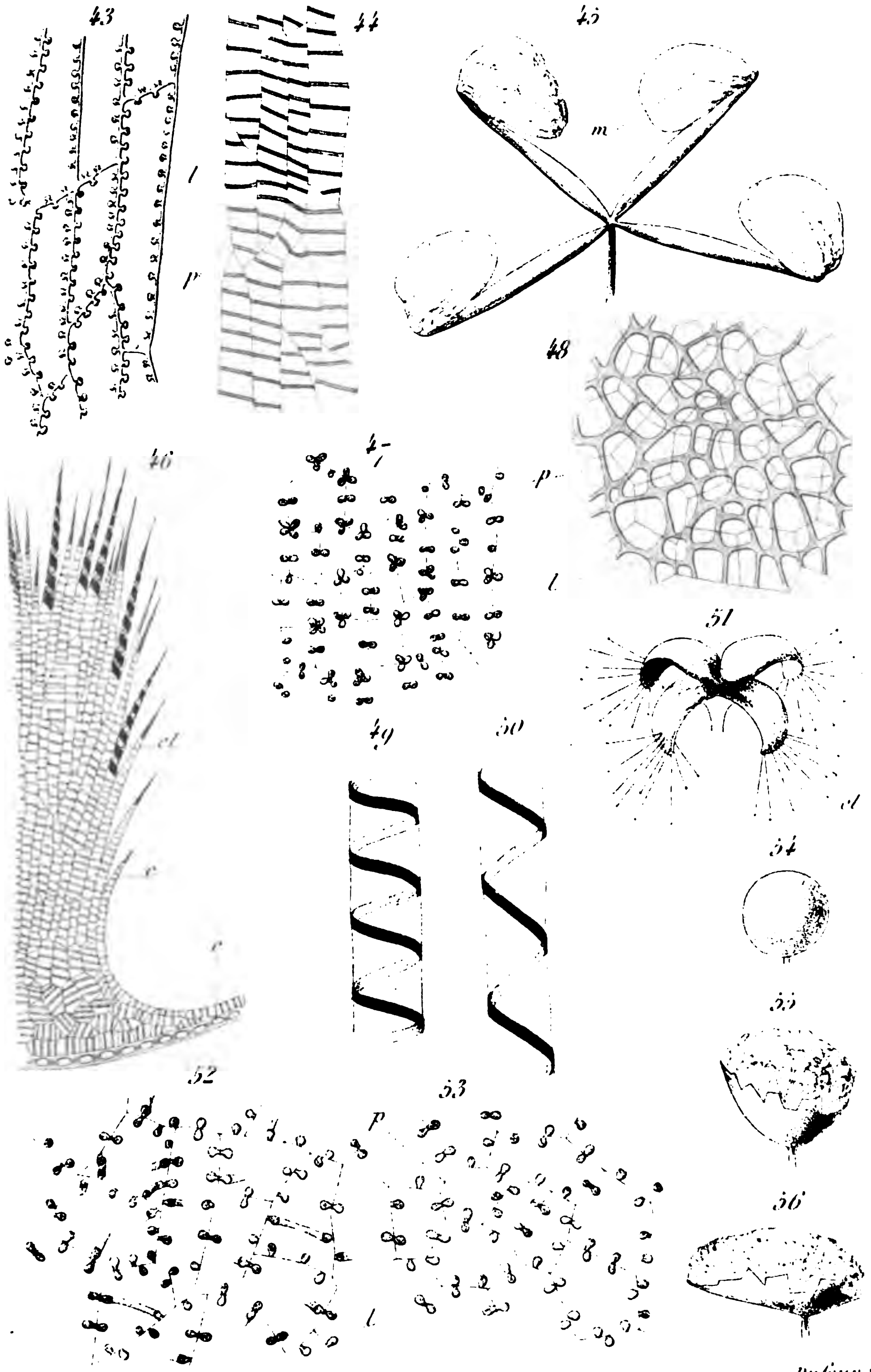






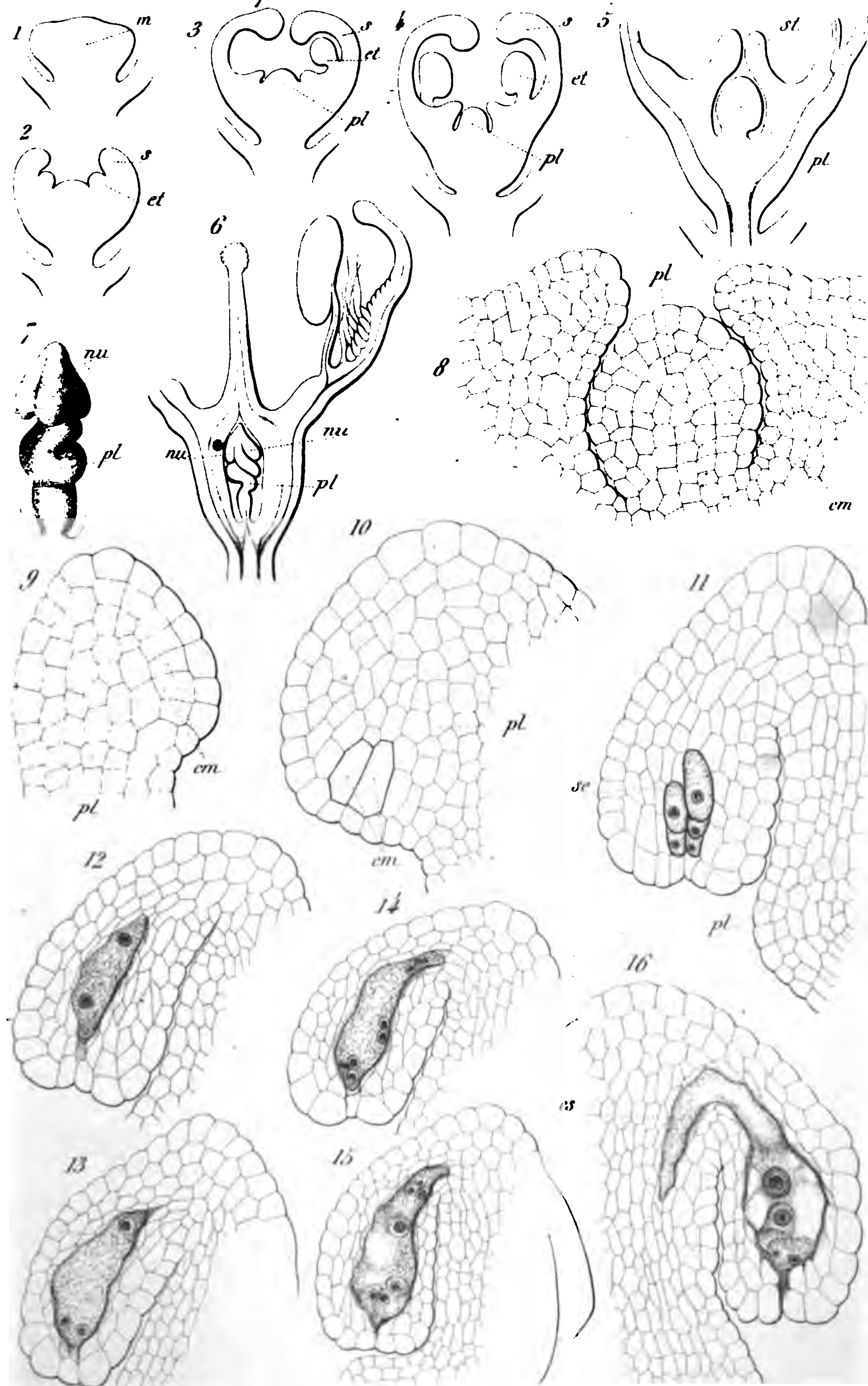
M. L. du S. del. Dufour sc.

Targionia (31-33). Sphærocarpus (34). Jungermannia (35-38). Calypogeia (39-42).

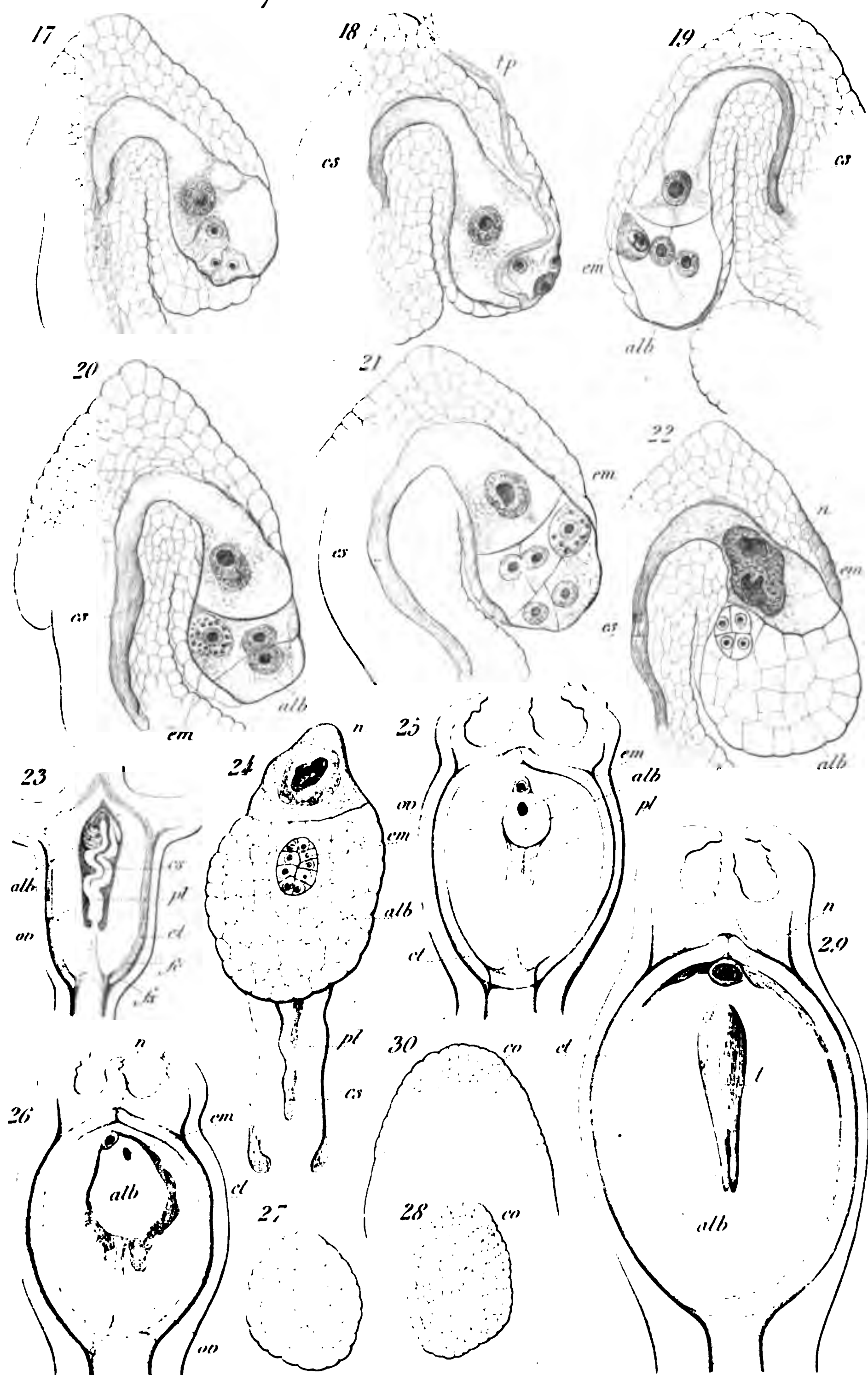


M. L. du S. del. Dufour s.

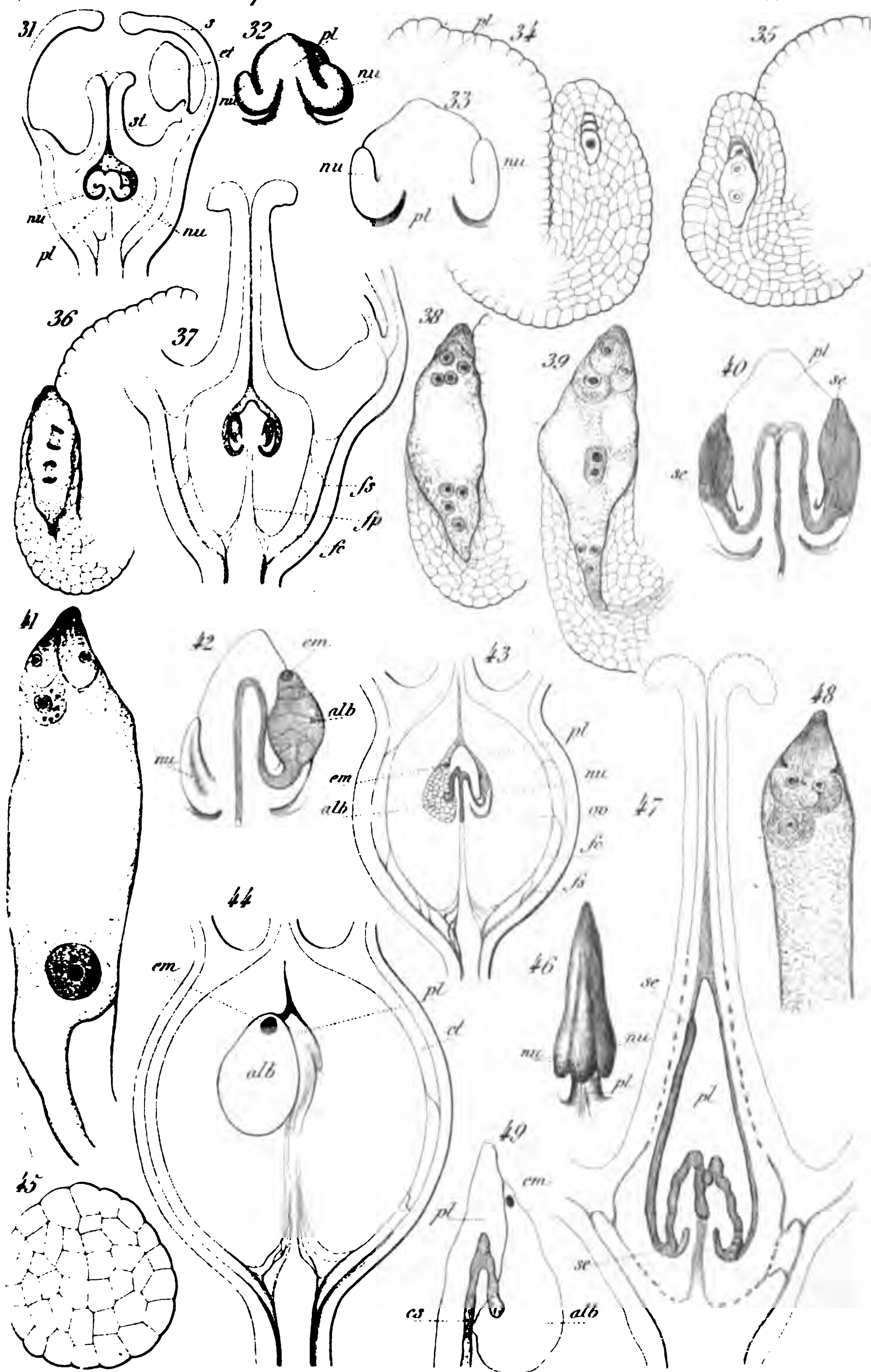
Aneura (43-46). Frullania (47-51). Fossombronia (52-56).



L. Guignard. del. Dufour. sc

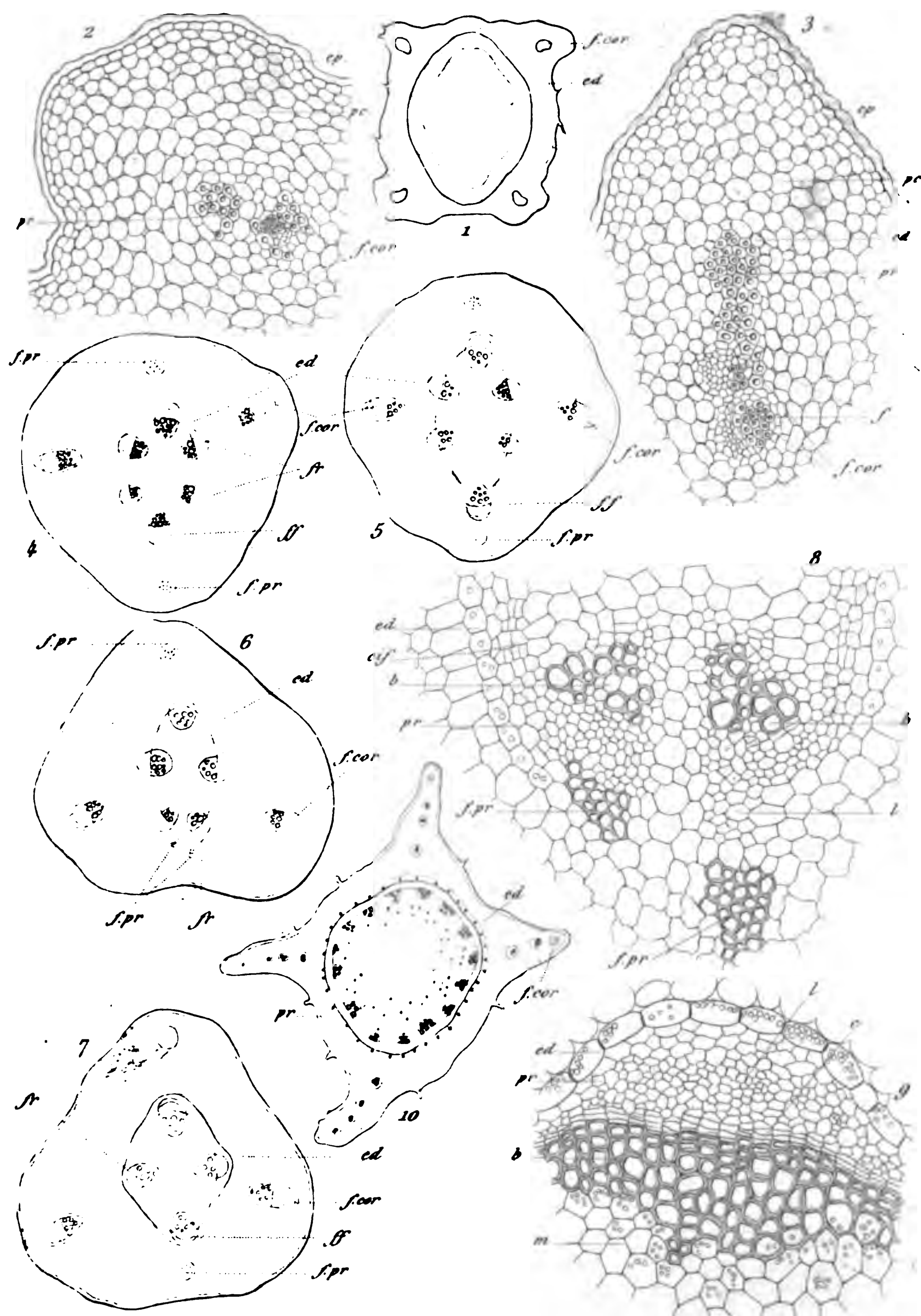


L. Guignard del. Dufour sc.



L. Guignard. del.

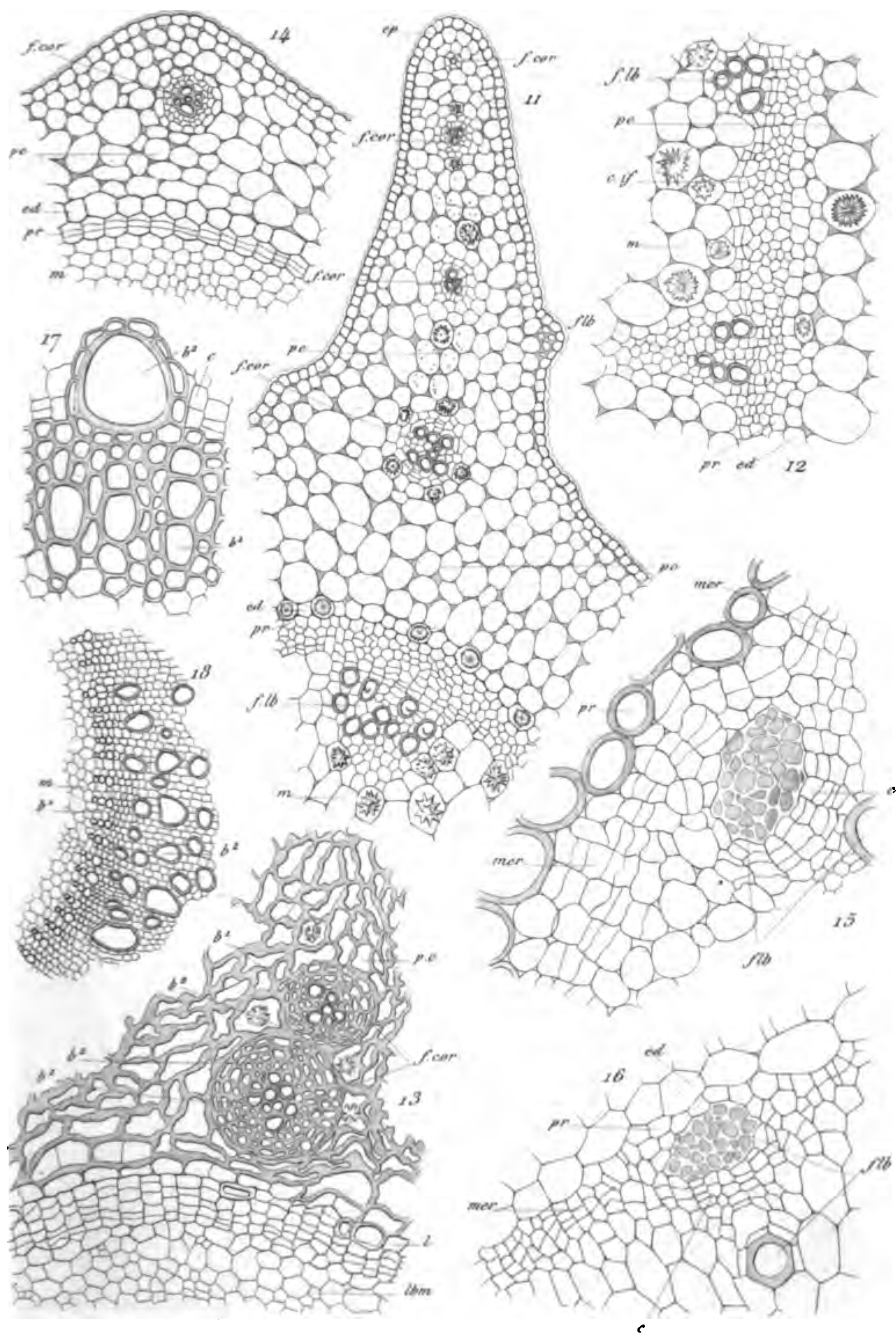
Dufour sc.



J. Hérail del. Pierre sc.

Buxus (1-3). – Pisum (4-8). – Calycanthus (9). – Centradenia (10).

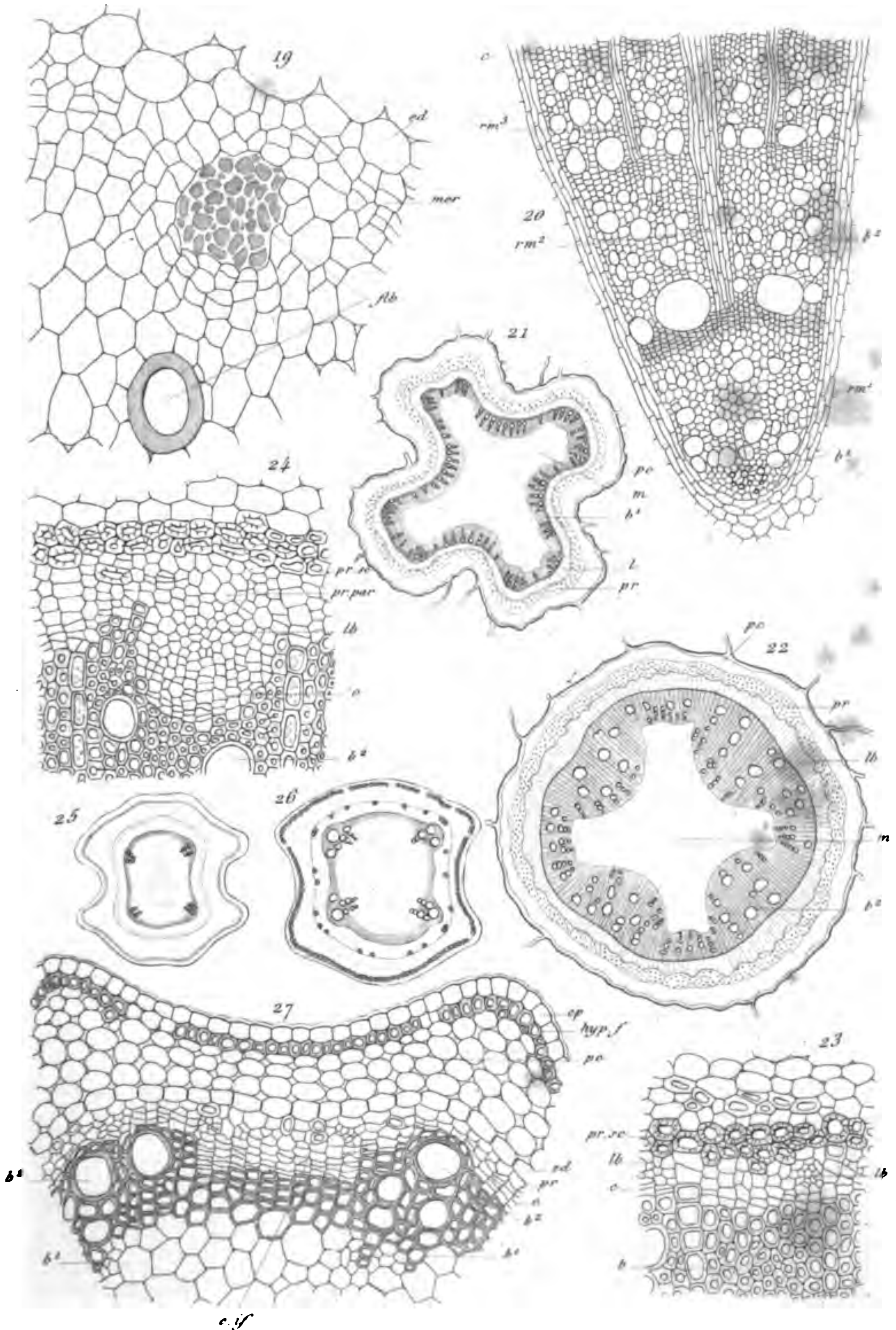
Imp. Lemercier et Cie Paris.



J. Hérail del. Pierre sc.

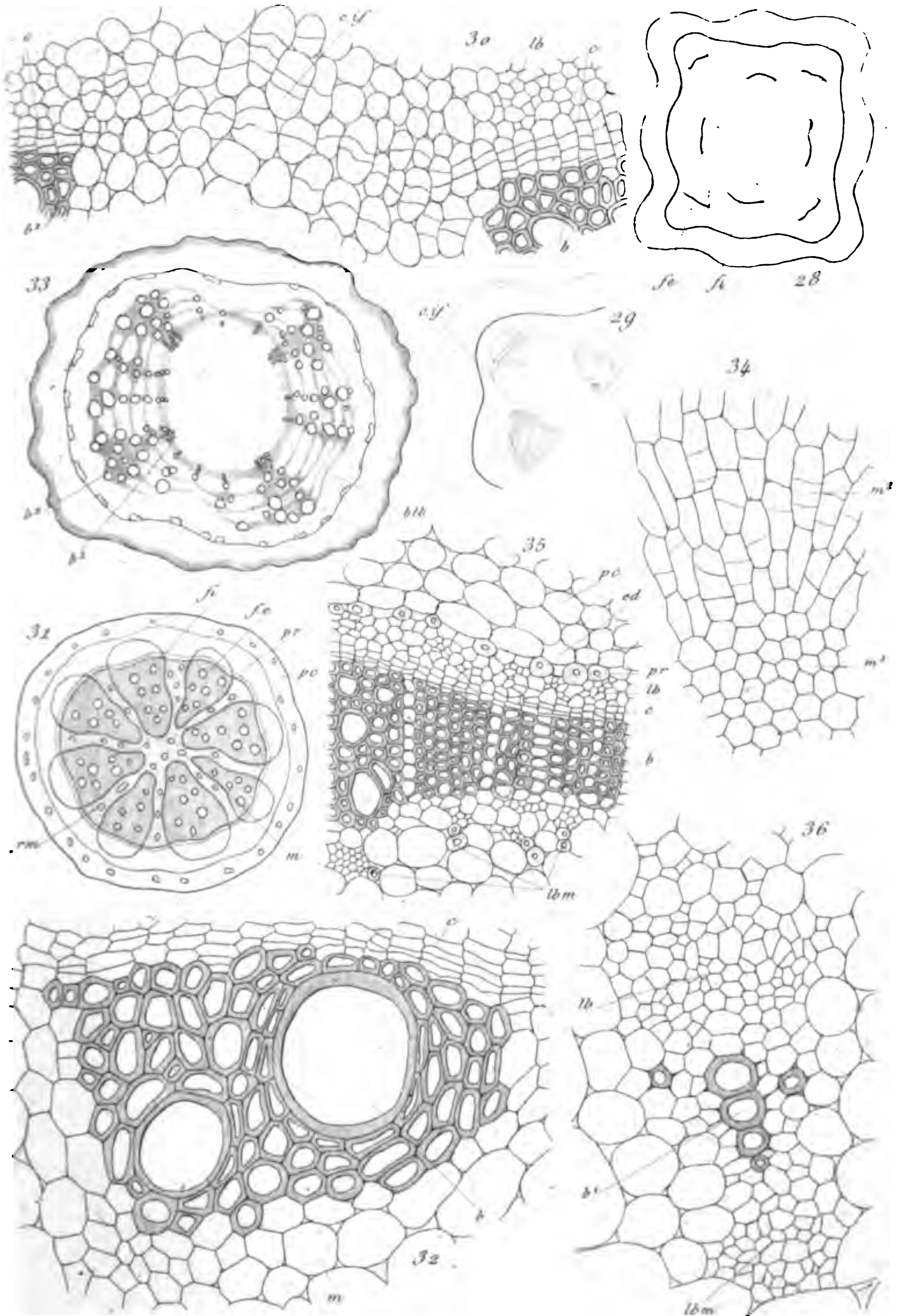
Centradenia (11-13). – Melastoma (14). – Bougainvillea (15). – Chenopodium (16). Ceropegia (17-18).

Imp. Lemercier et Cie Paris



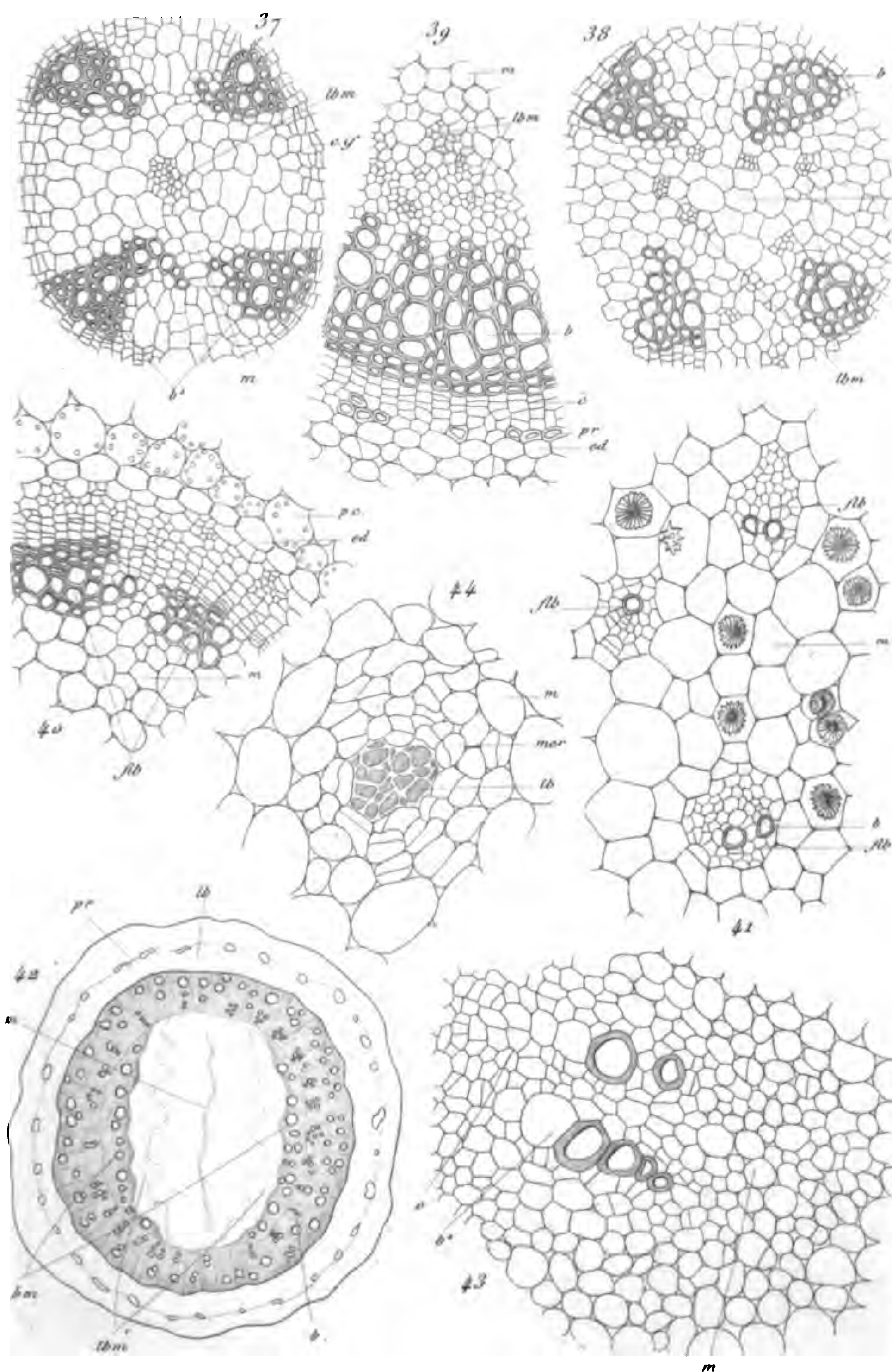
J. Hérail del. Pierre sc.

Mirabilis (19). _ Aristolochia (20). _ Bauhinia (21_22).
Strychnos (23_24). _ Thunbergia (25.27).



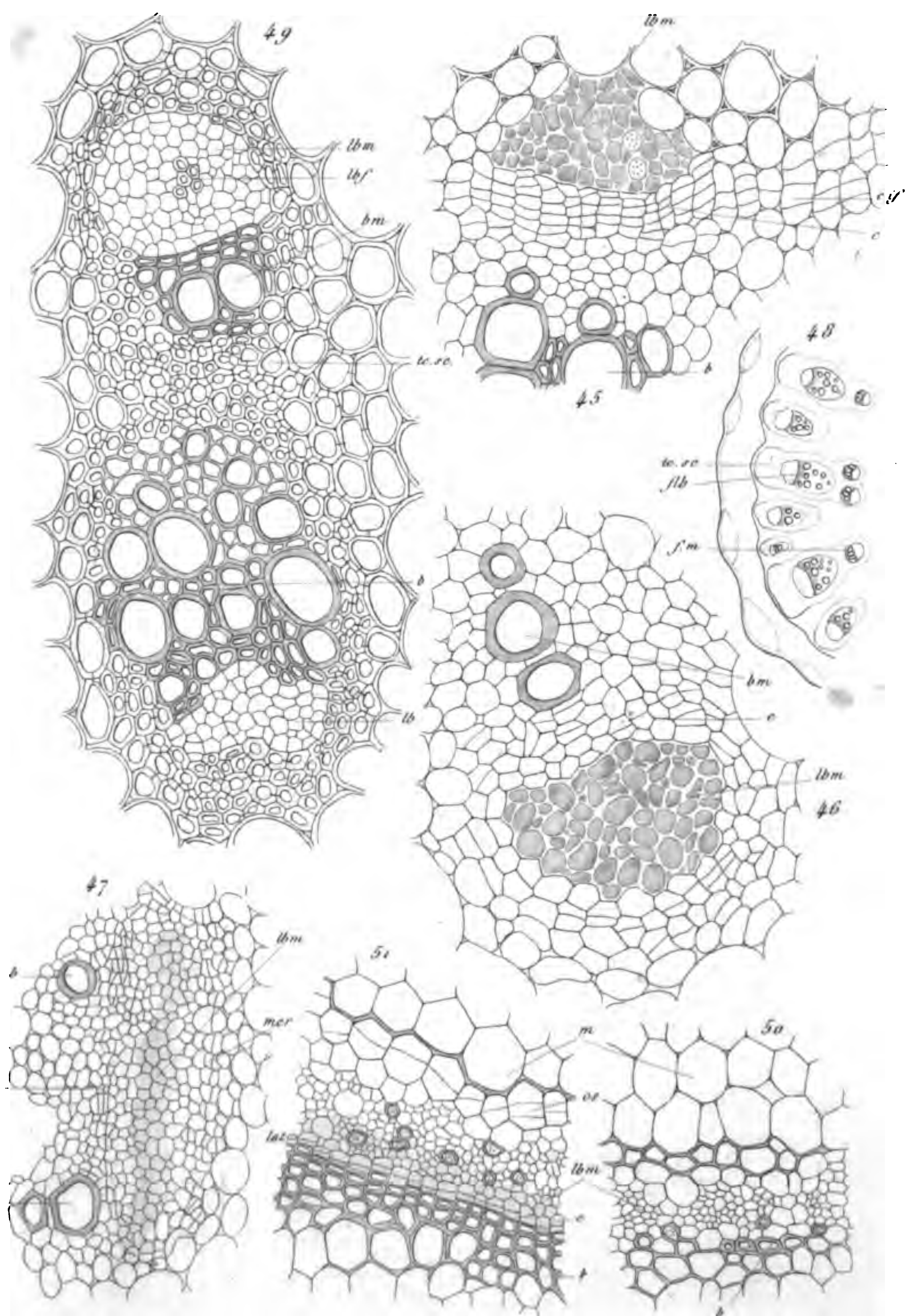
J. Herail del. *Pierre sc.*

Zanonia (28-32). – Hexacentris (33). – Artemisia (34).
Physalis (35). – Bryonia (36).



J. Hérail del. Pierre sc.

Datura (37-38). - Calystegia (39-40). - Centradenia (41). - Tecoma (42-43).
Acanthus (44).



J. Hérail del. Pierre sc.

Tecoma (45). _ Acanthus (46_47). _ Rumex (48_49). Campanula (50_51).

